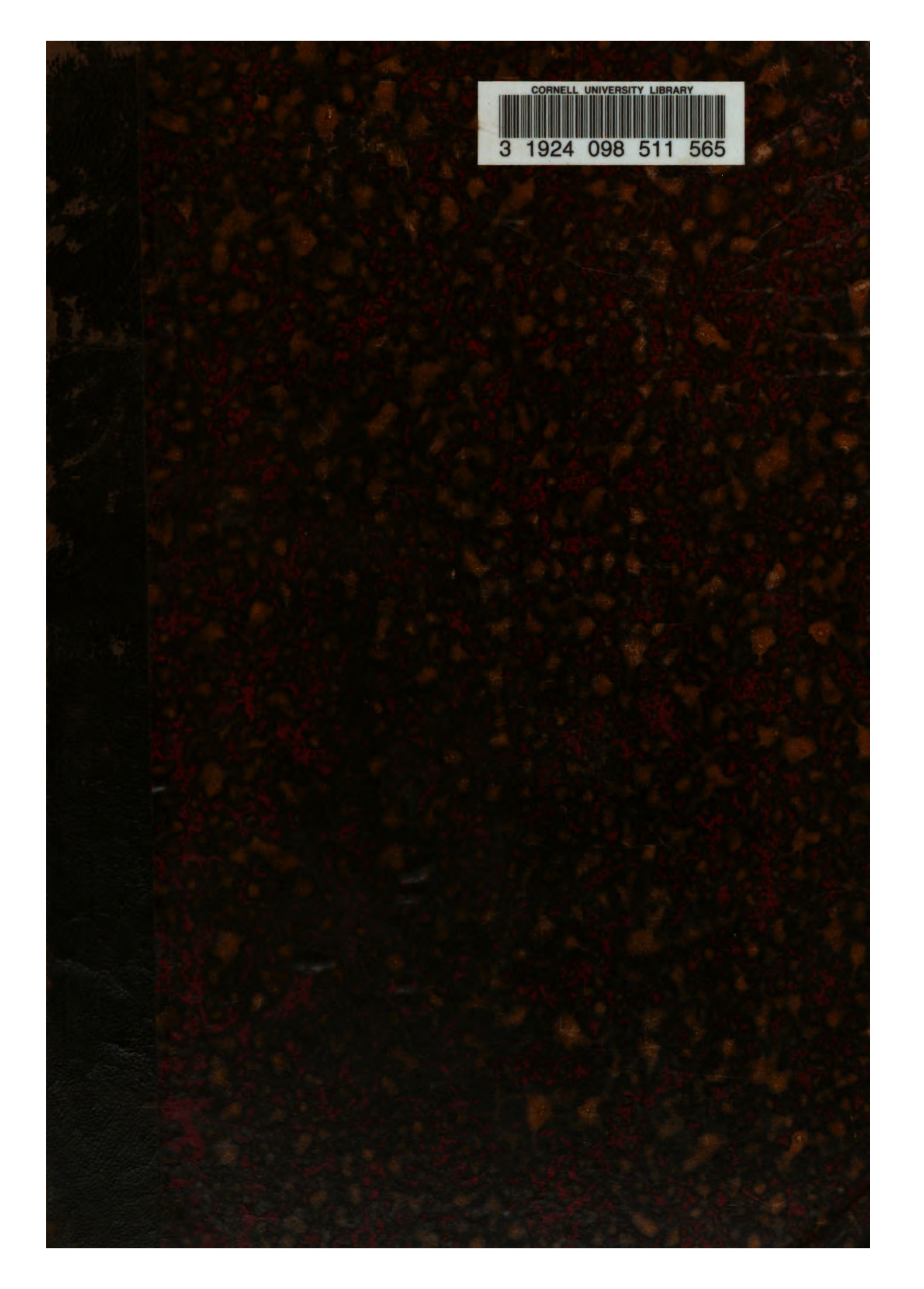
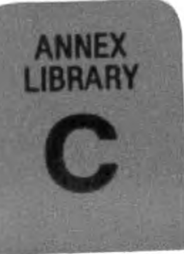
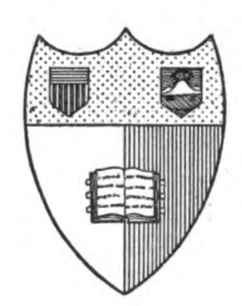

CORNELL UNIVERSITY LIBRARY
3 1924 098 511 565


ANNEX
LIBRARY
C





ABHANDLUNGEN

DER

NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT ZU HALLE

ORIGINALAUFSÄTZE

AUS DEM GEBIETE DER GESAMTEN NATURWISSENSCHAFTEN

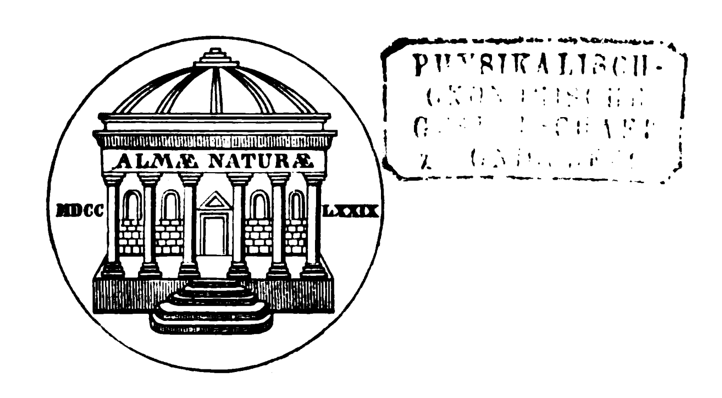
IM AUFTRAGE DER GESELLSCHAFT HERAUSGEGEBEN

VON IHREM SEKRETÄR

Dr. GUSTAV BRANDES
PRIVATDOZENT DER ZOOLOGIE

XXII. BAND

MIT 4 TAFELN UND 34 FIGUREN IM TEXTE



STUTTGART
E. SCHWEIZERBART'SCHE VERLAGSHANDLUNG
(E. NAEGELE)
1901

Inhalt

GEDÄCHTNISREDE

ZUM

DREIHUNDERTJÄHRIGEN GEBURTSTAGE

RENÉ DESCARTES' .

VON

DR. EDMUND O. VON LIPPMANN.

Gehalten in der Sitzung der Naturforschenden Gesellschaft am 31. März 1896.

René Descartes, der Mann dessen Andenken zu feiern wir heute versammelt sind, wurde am 31. März 1596 zu Lahaye in der Touraine geboren, als Sprössling des alten und altangesehenen Geschlechtes der Des Quartes, das sich in latinisierter Form auch De Quartis oder De Cartis nannte. Bis zum achten Jahre wuchs der anfangs zarte und schwächliche Knabe im Hause seines Vaters auf, der das Amt eines Parlamentsrates bekleidete, und empfing dann seine weitere Erziehung in dem von Heinrich IV. gestifteten Jesuiten-Kollegium Laflèche in Anjou, das, wie alle Kollegien dieses Ordens, noch völlig im Banne rein scholastischen Geistes und mittelalterlicher Wortgelehrsamkeit stand. Sechszehn Jahre alt, verliess er 1612 die Schule, deren System, das jede freie Denkthätigkeit ausschloss und jede Belehrung durch unmittelbare Anschauung verdammte, ihn mit unauslöschlichem Ekel erfüllte, der sein ganzes Leben hindurch anhielt; als Ausfluss solchen Gefühles erscheint noch der Ausspruch, den er in reifem Mannesalter gelegentlich seiner medizinischen Studien that: „Diese Skelette sind die wahren Bücher. Lateinisch und Griechisch zu lernen hat nicht mehr Zweck, als etwa Schweizerdeutsch oder Niederbretonisch!"

Da Descartes von seinem Vater für die militärische Laufbahn bestimmt war, begab er sich zunächst 1613 nach Paris, übte sich dort im Fechten, Reiten und in allen ritterlichen Künsten, und wurde bald in jenen Strudel gesellschaftlicher Vergnügungen und Ausschweifungen hineingerissen, die schon zu jener Zeit Reiz und Gefahr der französischen Hauptstadt bildeten. Sein überlegener Charakter ward aber jener Anfechtungen Herr, aus denen ihm nur die intuitiv erkannte Hohlheit und Nichtigkeit entgegensah, die dem flachen Geiste der halbgebildeten Menge eigen ist; „man sollte glauben (so äussert er sich hierüber später), dass der gesunde Verstand es sei, der in der Welt am besten verteilt ist, denn mit diesem meint Jeder so gut versehen zu sein, dass

selbst Leute, die in allem anderen schwer zu befriedigen sind, sich dabei gerade an Verstand zumeist nicht mehr wünschen als sie haben."

Angewidert von dem zügellosen Treiben seiner Freunde und Altersgenossen zog sich deshalb Descartes plötzlich vollständig aus ihrem Kreise zurück, schloss sich gänzlich von allem Verkehre ab, und lebte, vereinsamt inmitten der Grossstadt, fast drei Jahre lang für sich allein, philosophischen und namentlich mathematischen Studien ergeben. Aber auch diese befriedigten ihn nicht dauernd, und liessen gar manche der Fragen ungelöst, mit denen der jugendliche Forscher an die schwierigsten Probleme menschlichen Wissens herantrat; so beschloss er denn, der stillen Arbeit am Schreibtische überdrüssig, neue Belehrung im Gewühle der Welt zu suchen, und ohne lange zu zögern nahm er Kriegsdienste, um sich, statt an den Gedanken der Menschen, nunmehr an ihren Thaten weiter zu bilden.

Zunächst trat er 1617 in das Heer des Moritz von Nassau, Sohnes Wilhelm's von Oranien ein, und verweilte zwei Jahr in den Niederlanden; der Mangel an entscheidenden militärischen Ereignissen und das lange Liegen in den Winterquartieren liess ihm indessen auch hier reichliche Musse zu geistiger Thätigkeit. So löste er 1618 in Breda ein mathematisches Problem, zu dessen Bearbeitung, einer Sitte der Zeit folgend, Professor Beckmann durch öffentlichen Anschlag aufgefordert hatte, und knüpfte hierdurch ein Band inniger, lebenslänglicher Freundschaft mit diesem verdienten Manne; für ihn verfasste er auch um die nämliche Zeit einen „Grundriss der Musik“, der sowohl akustische als ästhetische Fragen behandelte, z. B. neben dem Wesen der Tonhöhe und der Theorie von Konsonanz und Dissonanz auch die Regeln der Stimmführung und Komposition. Im Jahre 1619 schloss er sich der kaiserlichen Armee unter Tilly an, sah sich aber zuvörderst wiederum zu einem langen Winterquartiere zu Neuburg an der Donau verdammt. Hier war es, wo er, in tiefe Gedankengänge versunken, und trostlos über die Vergeblichkeit alles seines Nachsinnens, der heiligen Jungfrau eine Wallfahrt nach Loretto gelobte, soferne sie ihm Erleuchtung in seinen Zweifeln schenke, ihm einen Ausweg zeige aus den grübelnden Irrpfaden widerspruchsvoller Lehren; sein Gelübde fand Erhörung, denn wie durch plötzliche innere Eingebung erschaute er den Hauptgedanken seines ganzen späteren philosophischen Systemes,

und erfasste, sich selbst zum Staunen, wie mit einem Schlage die auf ihn gegründete Methode eines Neubaues der gesamten Weltweisheit. Nunmehr griffen aber äussere Ereignisse in die Kreise des stillen Denkers ein; die Armee brach zum Feldzuge gegen FRIEDRICH V. von der Pfalz auf, dessen kurzer Herrschaft die Schlacht am weissen Berge bei Prag (1620) ein trauriges Ende bereitete, und DESCARTES verfolgte eigenen Auges Beginn und Verlauf dieses welthistorischen Kampfes. Nach Beendigung des böhmischen Krieges liess er sich in die Armee BOUCQUOI's aufnehmen, die den in Ungarn ausgebrochenen Aufstand des Fürsten BETHLEN GABOR niederzuschlagen beauftragt war; nach glücklicher Eroberung Pressburgs fiel aber BOUCQUOI während der langwierigen Belagerung von Neuhäusel, die daraufhin aufgegeben wurde. Dieses bestimmte DESCARTES, dessen Erwartungen der Verlauf der fünf von ihm durchlebten Kriegsjahre wohl ohnehin wenig entsprochen hatte, seinen Abschied zu nehmen und die Heimreise nach Frankreich anzutreten, die er benützte, um die wichtigsten Staaten des mittleren und nördlichen Europas kennen zu lernen. Nach Paris zurückgekehrt (1622) verkaufte er seine Güter und trat eine grosse Reise nach Italien an, gelegentlich derer er 1624 auch in Loretto sein Gelübde löste; es ist gewiss bemerkenswert, dass diese im Sinne echt mittelalterlichen Kirchengeistes gethane Wallfahrt bezweckte, den Dank für die Auffindung eines philosophischen Systemes abzustatten, das dazu berufen war, nicht das Wenigste zum völligen Umsturze der alten religiösen Weltanschauung beizutragen!

Während der folgenden Jahre griff DESCARTES zwar nochmals vorübergehend zu den Waffen, und machte die denkwürdige Belagerung von La Rochelle mit, im übrigen aber lebte er ziemlich zurückgezogen in Paris, im Stillen mit immer weiterer Ausarbeitung und Vertiefung seiner Gedanken beschäftigt. Durch das Drängen einiger Freunde verleitet, eröffnete er diese, wie es scheint zuwider seiner eigentlichen Absicht, gelegentlich einer Disputation einem weiteren Kreise von Zuhörern. Der Eindruck war ein ausserordentlicher, das grösste Aufsehen erregender; sei es nun, dass DESCARTES eine dauernde Störung seiner geistigen Ruhe fürchtete, oder dass er Besorgnisse in politischer Hinsicht hegen musste, — bedrohte doch ein Parlamentsbeschluss von 1624 alle „Neuerer“ mit dem Tode —, jedenfalls hielt er es für geboten

Frankreich zu verlassen. So verbrachte er denn, von wenigen Reisen abgesehen, die nächsten zwanzig Jahre, 1629 bis 1649, die besten und wichtigsten seines Daseins, in den Niederlanden; ganz unabhängig und meist verborgen lebte er, seinen Aufenthalt häufig wechselnd, während dieser Zeit an nicht weniger als dreizehn verschiedenen Orten, und verblieb in dauernder Verbindung fast allein mit seinem alten ergebenen Schulgenossen und Freunde, dem grossen Gelehrten Mersenne, sowie mit der nach dem Haag geflüchteten Elisabeth von der Pfalz (Witwe Friedrich's V.) und deren Tochter, der Prinzessin Elisabeth, die nachmals als Aebtissin des Klosters Herford in Westfalen starb.

Als erste Frucht fortgesetzter rastloser Arbeit in diesem ungestörten Asyle reifte ein umfassendes Werk „Le monde“, worin Descartes seine Lehren ausführlich zu entwickeln und ihre Anwendung auf die verschiedensten Probleme der grossen und der kleinen Welt darzuthun plante. Im Begriffe, die letzte Hand an die Vollendung seiner Schrift zu legen, erfuhr er indessen die 1632 erfolgte Verurteilung Galilei's, dessen der Kirchenlehre so sehr widersprechende Ansichten betreff der Bewegung der Erde und ihrer Stellung im Universum er durchaus teilte. Nun war Descartes zwar ein durchaus edler, ehrlicher, gerader Charakter, und religiös im hohen Sinne dieses Wortes, zudem nahm er an der Kirche und ihren Dogmen keinerlei eigentlichen Anteil, wenngleich er sich, aus Achtung vor den Gefühlen Anderer, ihren äusseren Gebräuchen dauernd fügte; dagegen schlummerte aber auch in ihm, trotz lebhaften Ehrgeizes und heftiger Reizbarkeit, nicht ein Funke jener reformatorischen Thatkraft, jenes vor keinem Martyrium zurückscheuenden Enthusiasmus, wie er etwa die Brust eines Giordano Bruno schwellte; vielmehr war für Descartes, sollte sein Genius nach eingeborener Bestimmung das Wesen des äusseren Weltgetriebes wie des inneren Geisteslebens durchforschen, auch äussere und innere Ruhe ein unentbehrliches und unabweisbares Bedürfnis. Bei solcher Veranlagung musste ihn das Schicksal Galilei's erschüttern und ängstigen, und da es unmöglich schien die Lehren des Copernicus und Galilei öffentlich zu bekennen, ohne neue grosse Konflikte heraufzubeschwören, so unterdrückte Descartes sein beinahe fertiggestelltes Werk „Le monde“; statt dessen liess er erst 1637, und zwar zunächst

anonym, zu Leyden die „Essays philosophiques“ erscheinen, die (in erheblicher Umarbeitung) vier, verschiedenen Wissensgebieten zugehörige Teile der Schrift über die Welt enthielten, nämlich den „Discours de la méthode“, die „Dioptrik“, die „Meteore“, und die „Geometrie“. Den „Essays“ folgten 1641 die „Meditationes de prima philosophia“, die Hauptpunkte der neuen Lehre, die gegen diese von einer Anzahl namhafter Denker erhobenen Einwände, und deren Widerlegung enthaltend, der Pariser Sorbonne gewidmet, den Namen des Autors in der ihm zeitlebens unsympathischen latinisierten Form „Cartesius“ an der Stirne tragend, und nicht mehr in französischer Sprache abgefasst, deren Styl Descartes mit so musterhafter Klarheit und Logik beherrschte, sondern in lateinischer, — vermutlich zum Zeichen, dass der Inhalt kein ganz unbedenklicher, nicht für die Allgemeinheit sondern nur für die Gelehrten bestimmter sei. Des weiteren erschienen noch 1644 zu Amsterdam die „Principia philosophiae“, und 1650 die schon 1646 vollendete, und der Prinzessin Elisabeth von der Pfalz gewidmete Schrift „Les passions de l'âme“; der Erfolg dieser Werke war ein ungeheurer und sie verbreiteten den Ruhm ihres Verfassers über den ganzen gebildeten Erdkreis.

Hatte jedoch Descartes gehofft, sich durch sein persönliches Auftreten, durch die Vorsicht in der Aufstellung neuer Theorien, und durch seine offenkundige Fügsamkeit der Kirche gegenüber, Ruhe und Frieden zu sichern, so befand er sich in schwerem Irrtume; der orthodoxe Klerus, die Jesuiten, die Anhänger der alten Scholastik, und nicht zum Mindesten die Professoren der Theologie und Philosophie, witterten mit sicherem Instinkte die Gefährlichkeit solcher Lehren, sie sahen den Geist des Zweifels mit allen seinen „wenn auch noch nicht vorhandenen, so doch möglichen Konsequenzen“ erweckt, sie bemerkten bedenkliche Widersprüche gegen wichtige, von der Kirche aufgestellte und vom Staate approbierte Dogmen, und eröffneten daraufhin gemeinsame, nicht nur höchst gehässige, sondern auch höchst gefährliche Denunziationen und Angriffe gegen Descartes. Dieser sah sich in zeitraubende, aufregende, seiner Gemütsruhe verderbliche Streitigkeiten verwickelt, sodass die Möglichkeit seines Verbleibens in den Niederlanden täglich fraglicher wurde; aber auch an eine Rückkehr nach Frankreich war nicht zu denken, denn seit dem Tode Ludwig's XIII.

und Richelieu's fehlte der Schutz eines aufgeklärten Hofes, dem er 1640, als ihn der Tod seines Vaters auf kurze Zeit nach Paris rief, und ebenso noch bei späterer Gelegenheit, allen Anfeindungen zum Trotze einen ehrenvollen, ja auszeichnenden Empfang zu danken hatte. Bedrängt durch solche Wirren, und von schwerer Sorge über die nächste Zukunft erfüllt, fasste Descartes einen grossen Entschluss: er nahm eine wiederholt an ihn ergangene Einladung der gelehrten Königin Christine, Tochter Gustav Adolf's an, brachte die Unterhandlungen mit Chanut, dem schwedischen Gesandten zu Paris, einem seiner grössten Verehrer und Lobredner, zu raschem Abschlusse, und übersiedelte 1649 nach Stockholm. Den Anstrengungen der Reise, den mühsamen Vorarbeiten zur Gründung einer Akademie, und den Härten des nordischen Klimas zeigte sich jedoch die Gesundheit Descartes' nicht gewachsen; gelegentlich der Rückkehr von einer der, stets in den frühesten Morgenstunden stattfindenden philosophischen Unterredungen mit der Königin, befiel ihn eine schwere Erkältung, deren Folgen er am 11. Februar 1650, erst 54 Jahre alt, erlag. Seine Leiche wurde 1666 nach Frankreich zurückgeholt, und im Kloster St. Geneviève du Mont (dem jetzigen Pantheon) beigesetzt, von wo man sie während der Revolutionszeit nach dem Museum, und 1819 nach der Kirche St. Germain-des-Près übertrug; weil der Papst 1663 die Schriften Descartes' auf den Index hatte setzen lassen, musste seine Beerdigung in Paris in aller Stille erfolgen, und einem der grössten Söhne Frankreichs durfte weder eine Leichenrede gehalten, noch ein Grabstein geweiht werden. Auch noch 1667 erging ein Verbot gegen die von seinen Freunden und Schülern geplante Errichtung eines Denkmales, da auf Betreiben der Geistlichkeit gerade in diesem Jahre die Descartes'schen Lehren neuerdings von allen Universitäten und höheren Schulen verbannt, und alle Vorlesungen und Schriften über sie untersagt worden waren.

Mit dem Hinscheiden Descartes' erlosch auch sein Geschlecht, denn seine einzige natürliche Tochter, Franziska, war ihm schon 1640, als fünfjähriges Kind, im Tode vorangegangen. Seine Werke, sowohl die bereits erwähnten grösseren, als auch eine Anzahl Streitschriften, der Briefwechsel, einige Bruchstücke des Buches „Le monde“, und der vorwiegend medizinische, „Traité de l'homme“, erschienen neu

gedruckt, teils einzeln, teils in Sammelbänden, bald nach seinem Tode, und erlebten zahlreiche, leider zumeist flüchtig und inkorrekt zusammengestellte Auflagen; eine würdige Gesamtausgabe unternahm erst 1826 Cousin, und in allerjüngster Zeit gelangten auch die ersten Bände einer ganz neuen, auf Staatskosten veranstalteten Ausgabe der „Sämtlichen Werke" zur Vollendung, deren sorgfältige, durch hervorragende Fachgelehrte besorgte Redaktion, auch die höchsten Anforderungen zu erfüllen verspricht.

Seine philosophischen Lehren hat Descartes im „Discours de la méthode", in den „Meditationes" und in den „Principia philosophiae" niedergelegt, deren wesentlicher Inhalt der folgende ist:

So sicher und untrüglich die Mathematik, so unsicher und von Vorurteilen erfüllt erscheint die ganze hergebrachte Philosophie: nichts ist in ihr völlig gewiss, jeder Punkt bleibt schweren Bedenken ausgesetzt, und unabweislich ergiebt sich daher die Notwendigkeit nicht eines Umsturzes, wohl aber einer tiefgreifenden Umbildung, eines Neubaues, der sich auf Prinzipien zu stützen hätte, die es den mathemathischen Axiomen an Gewissheit gleichthun, d. h. nicht bewiesen zu werden brauchen, sondern unmittelbar einleuchten. Vier Hauptgrundsätze lassen sich in dieser Hinsicht aufstellen: 1. Erkenne als wahr nur an, was mit einer jeden Zweifel ausschliessenden Sicherheit als evident erscheint; 2. Zerlege jedes verwickelte Problem in seine Teile, und prüfe deren Evidenz im Einzelnen; 3. Denke hierbei rein ordnungsgemäss, d. h. streng stufenweise vom Einfachen zum Zusammengesetzteren aufsteigend; 4. Schreite hierbei so planmässig und überlegt vor, dass nichts Zugehöriges übersehen werden kann.

Um diese Grundsätze mit Erfolg anzuwenden, bedarf es aber eines unbedingt gewissen, völlig sicheren Prinzipes, als des ersten, dem Standorte des Archimedes vergleichbaren, unerschütterlich feststehenden Ausgangspunktes. Wo ist dieses zu finden? Suche ich es in der Aussenwelt, so führen mich die Sinne irre, deren Wahrnehmungen sich in tausend und abertausend Fällen als unzuverlässig und wider-

spruchsvoll erweisen; suche ich es im Inneren, so weiss ich, dass mich im Schlafe der Traum täuscht, im wachen Zustande oft, ja möglicher Weise immer, die Vernunft, und dass ich, obgleich anscheinend einem untrüglichen Lichte folgend, dennoch zahlreichen Irrtümern unterliege. Fasse ich also den Mut, von aller auf blosser Ueberlieferung oder Autorität beruhenden Tradition vollständig abzusehen, und betrachte allein das eigene, völlig voraussetzungslose Denken als Prüfstein der Wahrheit, so gelange ich zu dem niederdrückenden Ergebnisse, dass ich nichts mit Bestimmtheit wissen, nichts mit Bestimmheit erkennen kann, dass es nichts giebt, woran ich nicht zu zweifeln berechtigt wäre, und dass kein zureichendes Mittel besteht, diese Zweifel zu beschwichtigen oder zu lösen.

Aber aus der Unentwirrbarkeit dieses Labyrinthes zeigt sich ein Ausweg. Darf mein voraussetzungsloses Denken auch Alles in Frage stellen, Alles bezweifeln, so giebt es doch Eines was nicht bezweifelt werden kann, ja dessen Gewissheit durch jeden Versuch des Zweifels noch bestärkt wird, nämlich meine eigene bewusste Geistesthätigkeit, die sich eben im Denken kundgiebt: es ist völlig gewiss und unzweifelhaft, dass ich denke, und dass ich als denkendes Wesen auch bin, und zwar ist dies kein logischer, auf irgend welchen Folgerungen beruhender Schluss, sondern eine intuitive, unwiderlegliche, eines Beweises weder bedürftige noch fähige Ueberzeugung, keine von bestimmten Voraussetzungen ausgehende Definition, sondern eine unmittelbare Erfahrung und Erkenntnis. Es ist gewiss, dass ich denke, und dass ich, der ich denke, bin: dies ist der Sinn des weltberühmten Satzes „Cogito ergo sum“, wobei jedoch zu bemerken ist, das Descartes ausdrücklich unter „cogitare“ jede bewusste innerliche Thätigkeit versteht, also neben dem Denken auch das Vorstellen, Fühlen, Wollen u. s. f.; äussere Thätigkeiten, die erst durch Vorstellung, also nur indirekt, zum Bewusstsein gelangen können, sind hierbei naturgemäss ausgeschlossen, und wenn man einem Geiste wie Gassendi den Ausspruch unterschob, Descartes hätte statt „cogito ergo sum“ ebensogut sagen können „ambulo ergo sum“ (ich gehe spazieren, also bin ich), so bedarf eine solche Flachheit für den Kundigen keiner Widerlegung.

Die Selbstgewissheit des denkenden Ich's ist also das gesuchte

fundamentale Prinzip der Erkenntnis; die Gewissheit des Denkens verbürgt die Gewissheit des denkenden Subjektes, und was so gewiss ist wie das, dass ich selbst bin, das ist mit zweifelloser Sicherheit als evident erkannt, also wahr.

Ein Bedenken bleibt jedoch noch zu lösen. Könnte nicht jene zweifellose Sicherheit dennoch eine trügerische sein, falls es etwa einem übermächtigen Wesen gefiele, mich durchaus und in Allem zu täuschen? In meinem beschränkten und endlichen Inneren finde ich nun thatsächlich die Idee eines allmächtigen und unendlichen Wesens, die mir eingeborene Vorstellung Gottes: das blosse Vorhandensein dieser Idee des Unendlichen beweist aber schon ihre reale Existenz, denn woher sollte sie mir Endlichem überhaupt kommen, entspräche ihr nicht ein wirkliches Vorhandensein in der Aussenwelt? Wie aus der Natur des Dreieckes folgt, dass die Summe seiner Winkel zwei Rechte beträgt, so folgt aus der Natur Gottes sein Dasein, denn zu den Vollkommenheiten des vollkommensten Wesens gehört seine Existenz, ja sie ist mit seinem blossen Begriffe schon untrennbar verbunden; zudem wird sie noch durch die Ueberlegung gewährleistet, dass das Sein und Erhaltenwerden meiner Selbst, wie der ganzen Welt, einer zureichenden obersten Ursache bedarf. Es ist mir also unmöglich zu bezweifeln, dass Gott ist; ist aber Gott, so gehört zu den notwendigen Eigenschaften dieses höchsten Wesens die Wahrheitsliebe, und er kann mich nicht täuschen wollen. Die von Gott gegebene Vernunft lehrt mich also das Richtige, und was ich mit zweifelloser Sicherheit „klar und bestimmt“ erkenne, ist wahr. Zu diesen klaren und bestimmten Erkenntnissen gehören aber in erster Linie alle mathematischen, geometrischen und auf die räumliche Anordnung bezüglichen; die Aussenwelt mit allen ihren Objekten existiert also wirklich, jedoch stellt mir die Wahrnehmung die Dinge nicht durchaus so dar, wie sie thatsächlich sind: die Gefühle von Farbe, Ton, Geruch, Geschmack, Lust oder Schmerz, u. s. f., die sie erregen, sind nämlich veränderlich, relativ, und gehören nur dem empfindenden Subjekte an; wesentlich für das Objekt, beharrlich, beständig, seine Existenz erschöpfend, ist aber einzig seine Ausdehnung, denn sie allein bleibt bestehen, wenn ich von allen seinen sonstigen Eigenschaften abstrahiere.

Bezeichnet man die wechselnden Eigenschaften des Objektes und

die wandelbaren Zustände des Subjektes als „Modalitäten“ oder „Modi“, so stellen diese offenbar Begriffe vor, die nur mit Hilfe anderer gedacht werden können, es ist z. B. „dreieckig“ ein Modus der „Gestalt“, und „schmerzhaft“ ein solcher der „Empfindung“; „Gestalt“ und „Empfindung“ sind aber selbst Modi wieder anderer, weiterer Begriffe, und wenn man diese systematisch vergleicht und auf immer wenigere jedoch umfassendere zurückführt, so behält man schliesslich nur zwei grundlegende „essentiale Haupteigenschaften“ oder „Attribute“ übrig, die Ausdehnung und das Denken (im Sinne jeder bewussten innerlichen Thätigkeit). Beide sind Prädikate und bedürfen als solche eines substantiellen Trägers, einer „Substanz“. Fasst man „Substanz“ im strengsten Sinne als dasjenige auf, „was so existiert, dass es zu seinem Sein keiner anderen Existenz bedarf“, so giebt es eigentlich nur eine einzige absolute Substanz: Gott; erkennt man aber auch relative Substanzen an, d. h. solche, die mit Ausnahme Gottes, der sie schuf, nichts gemeinsames haben, also in allem übrigen einander völlig selbständig gegenüberstehen, so ergiebt sich als Träger der „Ausdehnung“ die materielle Substanz oder Materie, als Träger des „Denkens“ die immaterielle Substanz oder Seele. Die ausgedehnte wie die denkende Substanz, beide, und nur sie allein, werden von uns „klar und bestimmt“ erkannt: die Ausdehnung ist das Wesen der körperlichen Aussenwelt, der Objekte; das Denken aber, von dem wir, auch bei Abstraktion von allem Körperlichen, eine deutliche und spezifische Vorstellung besitzen, ergiebt sich eben hierdurch als Wesen der selbständig existierenden Seele, und wie der Körper nie ohne Ausdehnung, so kann die Seele nie ohne Denken sein.

Die körperliche Materie besitzt keine inneren Kräfte und keine inneren differenzierenden Eigenschaften, es giebt daher nur eine einzige und einheitliche Materie im ganzen Weltall. Alle ihre erkennbaren Qualitäten beruhen ausschliesslich darauf, dass sie in weitem (aber begrenztem) Masse teilbar ist, und dass sich ihre Teile, die Korpuskeln, (die nicht mit den unendlich kleinen und unteilbaren Atomen verwechselt werden dürfen!) auf die mannigfaltigste Weise bewegen; ihr Wesen erschöpft sich eben in der Ausdehnung und deren Modis, also in der Gestalt, Form, Grösse, Lage, Bewegung u. s. w. der Korpuskeln. Daher ist alles körperliche Geschehen als solches nur durch wirkende,

niemals durch Zweckursachen zu erklären, und zu seiner Deutung müssen rein mechanische Ableitungen genügen, in letzter Linie also Druck und Stoss.

Im Gegensatze zur körperlichen Materie besitzt die geistige, die Seele, ausschliesslich innere Kräfte, und alle ihre Verschiedenheiten, d. h. die Bedingungen der Individualität, beruhen auf inneren differenzierenden Eigenschaften. Ihr Wesen erschöpft sich im Denken, d. h. in bewusster innerer Thätigkeit; daher kann alles geistige Geschehen nur wieder aus inneren geistigen, nie aus äusseren wirkenden Ursachen erklärt werden, und seine Ableitung nach mechanischen Gesetzen ist ebenso unmöglich wie undenkbar.

Die mechanische Erklärung allein ist erforderlich, und auch ausreichend, zum Verständnisse alles physischen Geschehens, sowie sämtlicher Vorgänge im Reiche der Pflanzen und Tiere, denn auch letztere sind nur als seelenlose Maschinen, als Automaten sehr verwickelter aber rein mechanischer Konstruktion anzusehen. Dagegen bietet das Verständnis des Menschen eine neue Schwierigkeit dar, denn obwohl Materie und Geist, Ausdehnung und Denken einander völlig ausschliessen, sich fremd gegenüberstehen „wie Schwarz und Weiss, ja wie Feuer und Wasser", so finden wir doch im Menschen Leib und Seele innig vereinigt, und zwar so, dass die Seele dem Leibe nur beigesellt ist: der Leib als solcher lebt gleich dem tierischen nach rein mechanischen Gesetzen, und weder erzeugt die Seele in ihm erst das Leben, noch verursacht sie, indem sie ihn verlässt, den Tod, vielmehr scheidet sie vom Leibe erst, wenn dieser abgestorben ist, was allein geschieht, wenn sich seine Maschinerie abgenutzt hat oder zerstört wurde.

Die Verbindung zweier so heterogener Wesen wie eines Geistes und eines Körpers kann offenbar nicht in deren Natur begründet sein, sondern muss als eine gewaltsame, übernatürliche, von Gott gewollte Thatsache aufgefasst und hingenommen werden. Seele und Leib können sich auch, als gänzlich von einander verschieden, an und für sich in keiner Weise gegenseitig beeinflussen; die thatsächlich vorhandene Wechselwirkung ist daher ebenfalls nur durch Gottes Beihilfe und fortdauerndes Eingreifen erklärbar. Endlich ist die Seele zwar mit dem ganzen Leibe verbunden, da sie aber keine Ausdehnung

besitzt, kann sie sich mit ihm nur in einem Punkte berühren, und das Organ, in dem dies stattfindet, ist das einzige unpaare und asymetrische des Gehirnes, die Zirbeldrüse. Bewegung zu erzeugen, oder deren gegebene Menge zu verändern, vermag die Seele selbst, als immateriell, nicht, vielmehr bewirkt sie nur einen unendlich kleinen Anstoss der Zirbeldrüse, die dann ihrerseits die Richtung der Bewegung abändert, d. h. den Lebensgeistern andere entsprechende Bahnen anweist; umgekehrt drängen die von aussen kommenden Eindrücke nur die Lebensgeister in bestimmte Bahnen, und bewegen so die Zirbeldrüse, vermittelst derer wieder die Seele einen unendlich kleinen Anstoss empfängt. Der Vergleich des Verhältnisses zwischen Körper und Seele mit jenem zwischen Ross und Reiter ist daher nicht abzuweisen, jedoch nur in beschränktem Sinne als richtig anzuerkennen, denn stets bleibt festzuhalten, dass es einen unmittelbaren Uebergang zwischen Denken und Bewegung oder Bewegung und Denken nicht geben kann. Weder vermag ein Gedanke Bewegung hervorzurufen, noch eine Bewegung Gedanken; auch das Auftauchen der Erinnerung ist nicht dadurch zu erklären, dass von aussen kommende Bewegungen in der Seele unmittelbar gewisse Gedanken erregen, sondern dadurch, dass sie die Lebensgeister in Bahnen lenken, die frühere Bewegungen im Gehirne nachgelassen haben „wie Falten im Papier“, und so zunächst mittelbar die Zirbeldrüse beeinflussen.

Die Frage, welchen tieferen Sinn die von Gott gewollte Vereinigung des Leibes mit der Seele haben kann, führt auf das Gebiet der Ethik, das Descartes, mit mannigfachen Anlehnungen an die Moral der Stoïker, hauptsächlich in der Schrift „Les passions de l'âme“ behandelt hat. Als ethisches Ziel des menschlichen Daseins ist jene Glückseligkeit zu betrachten, die aus der Tugend hervorgeht, welche selbst wieder ihre Wurzel in einem gefestigten guten Willen besitzt. Alle sittlichen Irrtümer beruhen auf Missleitung des Willens durch falsche oder vorschnelle Urteile über ungenügend und undeutlich Erkanntes; erste Vorbedingung des guten Willens ist daher die „klare und bestimmte“ Erkenntnis, zu der jedoch die Seele nur durch beharrliches Bemühen, durch grosse aber befreiende Opfer gelangen kann, indem sie es erlernt die Macht der Affekte zu überwinden. Kein Affekt ist an sich schlecht, wohl aber kann jeder ebensogut schlechte Wirkungen

ausüben wie gute; sobald die Seele die Leidenschaften zu meistern vermag und sich von deren blinder Herrschaft befreit hat, kann es ihr zu keiner Zeit an klarer und bestimmter Erkenntnis fehlen, sie versteht die Zusammenhänge im Grössten und Kleinsten des Weltalls, und aus dieser Weisheit geht die Festigung ihres guten Willens hervor, als einer Lust an vernunftgemässer, dem Wahren und Guten zugewandter Thätigkeit. In dem festen Willen, nur das für recht Erkannte zu erstreben, besteht aber die Tugend, die in der Erfüllung dieses Strebens ihre Glückseligkeit, und in der Gewissensruhe ihren Lohn findet; eine zur zweiten Natur gewordene Unmöglichkeit des Irrens über das, was wahr und gut, also anzustreben sei, wäre die höchste Freiheit.

Der Aussenwelt des Körpers mit ihrem Mechanismus und ihrer Notwendigkeit stellt sich so im Menschen die Innenwelt der Seele mit ihrem Bewusstsein und ihrer Freiheit gegenüber. Beide stehen durchaus in Wechselwirkung, wie es denn, wenn man z. B. verlangt, die Seele solle die Leidenschaften bekämpfen, verlangen heisst, sie solle das Strömen der (insbesondere zum Herzen hindringenden) Lebensgeister zügeln, und deren mannigfacher heftiger Bewegungen Herr werden; doch ist hierbei stets nur an gewisse Stufen oder Grade ihrer Thätigkeit zu denken, nicht an eine Anzahl besonderer „Vermögen", denn die Seele ist, wie das schon ihre immaterielle und daher unsterbliche Natur bedingt, durchaus einheitlich. Wie die Gemütsbewegungen mit den sie begleitenden Symptomen im Einzelnen zusammenhängen, und wie sich diese gegenseitig bedingen, ist selbst bei den wichtigsten Phänomenen, z. B. der für den Menschen so charakteristischen Fähigkeit der Sprache, noch unerforscht, und zum Teile vielleicht unerforschlich; in dieser Hinsicht hat man auch stets der Offenbarungen und Eingriffe Gottes gedenk zu bleiben, der auch das Uebernatürliche zu verwirklichen vermag, und das menschliche Gemüt, ja alle ethischen und sittlichen Gesetze völlig anders und von den Bestehenden gänzlich abweichend hätte einrichten können, falls dieses so in seinem Willen gelegen wäre.

Auch als Mathematiker vertritt Descartes die Ansicht, dass die mathematischen Wahrheiten, so klar, bestimmt und eindeutig ihre Erkenntnis in der einmal geschaffenen Welt auch ist, dennoch an und für sich vollständig von Gottes Willen abhängen, der sie nach Belieben auch ganz anders hätte gestalten können; da sie aber Gott endgültig so gestaltet hat wie sie jetzt vorhanden sind, wohnt jener Einsicht nichts Beirrendes inne, und sie kann weder die Untrüglichkeit der mathematischen Erkenntnisse beeinflussen, noch die Sicherheit der Ergebnisse ihrer praktischen Anwendung. Auf letztere legt Descartes das Hauptgewicht, da er merkürdigerweise wiederholt angiebt, eigentliches reines Interesse für die Mathematik als solche nie gehabt zu haben.

Die grösste und unsterbliche Leistung Descartes' in dieser Wissenschaft ist die Schöpfung der analytischen Geometrie, deren Grundgedanke, die Anwendung der Algebra auf die Geometrie, der Mathematik völlig neue, von ihren früheren Gebieten her unerreichbare, ja unerkennbare Wege erschloss, und das Fundament zu ihrer ganzen, seither so glänzenden Weiterentwickelung legte. Die Bedeutung dieses durchaus originalen Grundgedankens besteht im Durchschauen der Möglichlichkeit einer analogen Auffassung geometrischer und algebraïscher Verhältnisse, und in der Aufstellung des Begriffes der Funktion, als der, durch eine gegebene Gleichung ausgedrückten, und durch ihre Kontinuität charakterisierten Abhängigkeit einzelner Variablen. Descartes zeigte so, dass sich ganze Klassen geometrischer Gebilde durch algebraïsche Gleichungen wiedergeben lassen, er stellte mit Hilfe der von ihm erdachten Systeme der Koordinaten diese Gleichungen wirklich auf, und lehrte, wie auch wieder umgekehrt aus gegebenen Gleichungen Natur und Eigenschaften der ihnen zu Grunde liegenden geometrischen Gebilde erkannt, und bis in alle Einzelheiten abgeleitet werden können. Seine Untersuchungen erstreckten sich, ausser auf die schon seit altersher bekannten krummen Linien, auch auf zahlreiche andere „geometrische“ Kurven, d. h. auf alle jene „die durch eine einfache und geordnete Bewegung entstehen“; auf die übrigen (z. B. Cycloïde, Spirale . . .), die er als „mechanische“ bezeichnete, wurden seine Prinzipien zumeist nicht von ihm selbst, sondern erst von späteren Forschern, namentlich von Leibniz, angewandt. Aus der grossen Reihe bedeutungsvoller Einzelresultate mögen nur hervorgehoben werden: die

Ableitung der gesamten Eigenschaften aller Kegelschnitte (Kreis, Ellipse, Parabel, Hyperbel) aus der allgemeinen Gleichung zweiten Grades als geometrischer Ort betrachtet; die allerdings nur für bestimmte Kurven zutreffende, aber sehr allgemeine Lösung des Tangenten- und Normalen-Problems; die Lösung des Tangenten-Problems an der Cycloïde; die Theorie der Asymptoten; die Konstruktion der Berührungskurven, z. B. eines Kreises, der drei beliebig gegebene Kreise berührt; endlich die geometrische Lösung des Problems der Maxima und Minima der durch Kurven dargegestellten Funktionen, — die DESCARTES in einen lebhaften Streit mit seinem grossen Zeitgenossen FERMAT verwickelte.

Als Leistungen auf rein algebraïschem Gebiete wären noch anzuführen: die Auflösung der Gleichungen vierten Grades durch Zerlegung in zwei quadratische Gleichungen; die hierzu zuerst angewandte Methode der unbestimmten Coëfficienten, die für die Entwickelung der Infinitesimalrechnung von ausserordentlicher Wichtigkeit wurde; die Einführung der Exponenten für die Potenzbezeichnung, und die Begründung der Potenzrechnung; die Erkennung der wahren Bedeutung der negativen Wurzeln der Gleichungen, des Zusammenhanges der Anzahl der positiven und der negativen Wurzeln mit der Anzahl der Zeichenwechsel zwischen den einzelnen Gleichungsgliedern, und des Vorhandenseins sowie der Zahl imaginärer Wurzeln einer Gleichung, neben den reellen.

Die naturwissenschaftlichen Studien DESCARTES' betreffen hauptsächlich die Physik, und zwar im weitesten Sinne des Wortes, sowie die Medizin.

Was die Medizin anbelangt, so ist namentlich anzuerkennen, dass er die entscheidende Wichtigkeit der HARVEY'schen Entdeckung des Blutumlaufes (1628), die bekanntlich von den meisten Fachgenossen des grossen englischen Arztes mit Zweifel, ja mit Spott aufgenommen wurde, sofort vollständig begriff, und diese Lehre allen seinen Betrachtungen zu grunde legte; sie schien ihm jedoch insoferne unzureichend, als er die Angabe einer eigentlichen Ursache der Blutbewegung vermisste, und als solche glaubte er die im Herzen kon-

zentrierte Lebenswärme und die Temperaturverschiedenheit des Blutes der Herzkammern aufstellen zu sollen. Die Lebenswärme verwandelt das Blut in Dampf und treibt es in die Lungen, woselbst es sich abkühlt, und dann verflüssigt zurückströmt; das neuerdings angewärmte und durch die Wärme verdünnte und ausgedehnte Blut tritt hierauf den weiteren Kreislauf durch die Arterien, Capillargefässe und Venen an. Diese Zirkulation des Blutes ist das eigentliche Prinzip des Lebens, und so lange sie andauert zeigt sich auch die Maschinerie des tierischen Leibes wie des menschlichen Körpers belebt, während ihr Stillstehen sogleich den Tod, und durch diesen beim Tiere das Aufhören des Belebtseins, beim Menschen aber auch noch das des Beseeltseins bewirkt. Dem Gehirn fällt bei der Blutzirkulation die Aufgabe zu, das kreisende Blut abzukühlen, ihm seine feinsten und flüchtigsten Teile, die Lebensgeister, zu entziehen, und diese in ihre Behälter, die Nerven, zu verteilen, deren wichtigste in der Zirbeldrüse zusammenlaufen, und indirekt auch mit allen übrigen in Verbindung stehen; da das Blut dem Gehirne sämtliche Lebensgeister unaufhörlich zuführt, so wird die Zirbeldrüse zum natürlichen Mittelpunkte aller von aussen kommenden Eindrücke, sowie zum Ausgangspunkte aller nach aussen zu übermittelnden Bewegungen, die die Nerven auf die ihnen zugehörigen Muskelsysteme übertragen; ohne weiteres leuchtet auch ihre wichtige Rolle für die Entstehung der sog. Reflexbewegungen ein, deren Descartes zahlreiche sorgfältig beobachtet, und ihrem Wesen nach auch richtig aufgefasst hat.

Wie diese Darlegungen erkennen lassen, blieb Descartes nach vielen Richtungen, z. B. hinsichtlich der Annahme grosser Temperaturverschiedenheiten der einzelnen Teile des Körpers, in fehlerhaften, seit dem Altertume her fortgeerbten Anschauungen befangen, während er sich nach anderen wieder hoch über diese erhob, z. B. in seinen zum Teile höchst merkwürdigen und der Zeit weit vorauseilenden entwickelungsgeschichtlichen Betrachtungen.

Als Erster entdeckte Descartes die Bedeutung der Wölbung der Krystalllinse für die Accommodationsthätigkeit des Auges, und jedenfalls selbständig auch die Entstehung der physischen Bilder gesehener Objekte auf der Retina. Er behandelte ferner das Problem des Aufrechtsehens der auf der Retina verkehrt erscheinenden Bilder, sowie

das des Einfachsehens; die Vereinigung der in beiden Augen getrennt entstehenden Bilder zu einem Einzigen schrieb er in letzter Linie wieder einer besonderen Thätigkeit der Zirbeldrüse zu.

Die Physik, im weitesten Sinne, hat nach DESCARTES alles das zu beschreiben und zu erklären, was die menschliche Vernunft durch Beobachtung der Erscheinungen in der Natur wahrnimmt, oder durch Nachdenken über diese erschliesst. Da nun bei allen Beobachtungen der Aussenwelt zu abstrahieren ist: 1. von den sinnlichen Qualitäten der Körper, die nur Zustände des Empfindenden, den Körpern selbst aber nicht ähnlicher sind als etwa die Worte den durch sie bezeichneten Begriffen; 2. von Zahl und Zeit, die bloss seitens des Subjektes gesetzte Beziehungen zwischen den Körpern vorstellen; 3. von allen inneren, geheimnisvollen Trieben und Kräften (z. B. der fernwirkenden Schwere) und allen Zweckursachen, — so ergiebt sich, als für den physischen Körper allein charakteristisch, seine Ausdehnung. Materie und ausgedehnter Raum sind identisch, Ausdehnung ist körperliches Sein und umgekehrt, und im Zustande absoluter Ruhe gäbe es nur eine, allerorten gleichartige und unterschiedslose Materie. Gott hat aber die Materie bewegt erschaffen, und daher ist alles körperliche Geschehen Bewegung; der unbeseelten Welt liegen also Ausdehnung und Bewegung, und zwar nur diese, zu Grunde, und ihre Körper bestehen aus der einheitlichen Materie in den verschiedensten Arten der Verteilung, Gestaltung, Verbindung und Bewegung. Die Gesetze dieser Bewegung hat die Physik zu ermitteln, und in diesem Sinne ist Mechanik als identisch mit Physik zu betrachten, und nicht, wie sonst gebräuchlich, als eine ihrer Unterabteilungen.

Da der Körper mit dem von ihm erfüllten Raume identisch ist, so enthält die Annahme eines „leeren Raumes" eine „contradictio in adjecto", die ohne Weiteres die Unmöglichkeit seiner Existenz ersehen lässt: „würde Gott, vermöge seiner Allmacht, wirklich allen Inhalt aus einem gegebenen Gefässe entfernen, so müssten dessen Wandungen zusammenfallen." Aus der Unmöglichkeit des leeren Raumes ergiebt

sich die Kontinuität der Materie; diese ist, ebenso wie der von ihr erfüllte Raum, ins Endlose teilbar, diese Teilung kann aber stets nur zu beliebig kleinen, jedoch weiter teilbaren, und untereinander zusammenhängenden Korpuskeln führen, nie zu individuellen, unteilbaren, und durch leere Räume getrennten Atomen. Des weiteren folgt aus der Unmöglichkeit des leeren Raumes die Unbegrenztheit des Weltalls, die aber mit der Begrenztheit unseres Sonnensystems keineswegs unvereinbar ist, da sehr wohl auch eine Vielheit von Welten möglich erscheint (wie sie zuerst bekanntlich Giordano Bruno gelehrt hat).

Der Unveränderlichkeit der Ursache der Weltschöpfung, Gottes, entspricht auch eine unveränderliche Wirkung: die Materie, die er geschaffen, und die Bewegung, die er ihr verliehen, kann weder vermehrt noch vermindert werden, d. h. es besteht Konstanz der Menge aller Materie, und Konstanz der Summe aller Bewegungen, also der Bewegungsgrösse. Als Ausdruck der Bewegungsgrösse, und daher als Kräftemass, betrachtet Descartes das Produkt $m.v$ von Masse m und Geschwindigkeit v, ohne jedoch zu einem klaren Begriffe der Masse zu gelangen, der ihm bald mit jenem der Ausdehnung, bald mit jenem des Gewichtes, in vieldeutiger Weise verschwimmt.

Auf Grund dieser Sätze, und jedenfalls unter Anlehnung an die ihm wohlbekannten Lehren Kepler's, stellt Descartes drei Hauptprinzipien auf: 1. Jeder Körper beharrt in seinem Zustande der Ruhe oder Bewegung, solange dieser nicht durch äussere Einflüsse verändert wird (Trägheitsprinzip); 2. Jeder bewegte Körper beharrt in der Richtung seiner Bewegung; 3. Trifft ein bewegter Körper auf einen andern, so teilt er diesem Bewegung mit, falls er ihn überhaupt bewegen kann, während er andernfalls keinen Verlust an Kraft erleidet. Dieser dritte Satz ist unrichtig, und die aus ihm abgeleiteten Gesetze des Stosses erweisen sich daher ebenfalls fast durchgehends als falsch.

Unter dem Einflusse der drei erwähnten Gesetze unterlag der, ursprünglich von Gott als chaotische Masse mittelgrosser, unrunder, nach den verschiedensten Richtungen bewegter Teile erschaffene Urstoff, wichtigen Wandlungen; infolge der fortdauernden Bewegung und der mit ihr verbundenen Reibung, bildeten sich nämlich allmählich drei beständige Modifikationen der Materie aus: α) Das Feuerelement, ein feinstes Gemenge völlig zersplitterter Teilchen von mannigfaltiger

unregelmässiger Gestalt und schneller heftiger Bewegung, die vermöge dieser Eigenschaften befähigt sind, in alle Poren und Zwischenräume gröberer Stoffe einzudringen und sie auszufüllen; aus diesem Elemente bestehen die Sonne und die Fixsterne. β) Das Erdelement, ein Konglomerat zusammengeballter gröberer Teilchen von verschiedener Gestalt und langsamerer Bewegung; aus ihm bestehen die Erde und die Planeten, und wie sich vermutlich das Erdelement erst sekundär aus dem Feuerelemente entwickelt hat, so lassen sich auch die Planeten als verkümmerte Sonnen, als Reste anderer Weltsysteme betrachten. Aus verzweigten, verschlungenen, leicht an- und ineinander haftenden Teilchen des Erdelementes setzen sich die festen Körper zusammen, aus länglichen, rundlichen, aalglatt durcheinander schlüpfenden, die Flüssigkeiten. γ) Das Luft- oder Himmelselement, der zarteste, durch die endlose Reibung rund abgeschliffene Staub, bestehend aus unendlich kleinen Kügelchen gleicher Grösse, von unendlich schneller (d. h. zeitloser) geradliniger Bewegung, und zu unermesslichen Wirbeln vereinigt. Dieses Element erfüllt als Weltäther den Himmel, die Luft, die Kometen, und den ganzen Weltraum. — Es ist zu beachten, dass sich das Feuer-, Erd- und Luftelement (ein Wasserelement nimmt DESCARTES nicht an, da das Wasser nur ein Gemisch der beiden letztgenannten sein soll) einzig und allein durch Bewegungsvorgänge aus der einheitlichen Urmaterie herausdifferenzierten, und sich nur durch solche von ihr unterscheiden; erst durch weitere gegenseitige Einflüsse treten Differenzen zweiter Ordnung zu Tage, und es bilden sich „scharfe harte", „biegsame weiche" und „schwere runde" Aggregate, die als „Salz", als „Schwefel" und als „Quecksilber" die drei Urstoffe der Chemiker darstellen (d. h. die Träger gewisser prinzipieller Eigenschaften, in denen die damalige Chemie das Wesen aller Stoffe suchte).

Das Feuerelement verleiht der Sonne und den Fixsternen eigenes Licht, und befähigt sie, frei im Weltraume zu schweben. In und mit dem Weltäther, der, einer wirbelnd bewegten Flüssigkeit vergleichbar, (schon GIORDANO BRUNO's Lehre nach) diesen Weltraum erfüllt, schwimmen in krummlinig kreisenden Strömungen die übrigen Weltkörper rings um die Sonne, demnach desto langsamer, je weiter entfernt sie von ihr sind; sie werden hierbei von besonderen Wirbeln des Himmelselementes bewegt und fortgetragen, und befinden sich daher

diesen gegenüber in jener gewissen Art „relativer Ruhe“, die Descartes spitzfindig benützte, um seine, zur Vorsicht ohnehin nur „beispielsweise“ vorgetragenen, an Copernikus, Bruno, Kepler, und Galilei anklingenden Lehren, mit den Dogmen der Kirche einigermassen in äusserliche Uebereinstimmung zu setzen. Jenes kreisförmige Strömen in rücklaufenden Wirbeln („tourbillons“) ist übrigens keine dem Himmelselemente als solchem zukommende Eigenschaft, sondern die natürliche Grundform aller Bewegungen; denn da es weder einen leeren Raum giebt, noch Verdichtungen oder Verdünnungen der Materie, so kann sich diese überhaupt nicht anders als in kontinuierlichen Wirbelströmen, und an verengten Stellen mit vergrösserter Geschwindigkeit bewegen. Durch eine solche Verengung des Erdwirbels, an der Stelle wo sich der Mond befindet, sucht z. B. Descartes die Entstehung von Ebbe und Flut zu erklären, deren Zusammenhang mit den Mondbewegungen er früher als seine meisten Zeitgenossen richtig erkannte.

Durch die Drehung der Erde und anderer Sterne wird auch eine, gewöhnlich als Schleuderkraft (Centrifugalkraft) bezeichnete Erscheinung hervorgerufen, deren wahres Wesen aber darin besteht, dass sich gewisse Teilchen, nämlich jene die das meiste Himmelselement eingeschlossen enthalten, naturgemäss von den Weltkörpern zu entfernen, und sich dem Himmel zu nähern suchen; indem nun die Teilchen, denen man die grösste Centrifugalkraft zuzuschreiben pflegt, sich wirklich von den Weltkörpern erheben und gen Himmel aufsteigen, drängen sie hierbei andere Teilchen herab, und erzeugen durch deren Druck die fälschlich als „Kraft“ angesehene Schwere. Kein Körper ist daher an sich schwer, sondern die Schwere ist eine nur relative Eigenschaft, die unter gewissen Umständen Veränderlichkeit zeigen, unter andern sogar ganz verschwinden müsste: in einem leeren Raume z. B. wäre die Schwere unmöglich, weil in diesem die Teilchen der Elemente fehlen, die sie, gleichsam durch ihren Rückstoss, erst hervorrufen.

Was die Mechanik in engerem Sinne anbelangt, so hat Descartes ihre Prinzipien, namentlich in statischer Beziehung, mit grosser Einsicht erfasst, und sie in den meisten Fällen (jedoch nicht in allen) auch richtig angewandt. Dies gilt besonders von den Sätzen, dass die

Wirkung nicht mehr enthalten kann als die Ursache, und dass Hervorrufung und Hemmung einer Bewegung gleich grosse Thätigkeit erfordern, sowie vom Prinzipe der virtuellen Geschwindigkeit, das er sehr klar an dem vortrefflichen Beispiele des Flaschenzuges erörtert, und zur Ableitung der Gleichgewichtsbedingungen an den einfachen Maschinen benützt. Weniger erfolgreich ist er in der Behandlung dynamischer Probleme, obwohl es auch hier an einzelnen, ganz hervorragenden Leistungen nicht fehlt: so löste DESCARTES 1646 zuerst die von MERSENNE aufgeworfene, überaus schwierige Frage nach dem Schwingungsmittelpunkte des Pendels, allerdings nur unter der Voraussetzung, dass die Rotationsaxe in die Ebene der Figur fällt; er erkannte ferner, dass bei der Bewegung durch die einfachen Maschinen an Zeit verloren, was an Kraft gewonnen wird, und fasste auch einen richtigen Begriff der „Arbeitsgrösse", indem er angiebt, dass es die nämliche Kraftanwendung koste einen Zentner zwei Fuss, oder zwei Zentner einen Fuss hoch zu heben. Als Mass der Kraftanwendung in diesem Sinne stellte er das Produkt aus Gewicht und Erhebungshöhe auf, vermochte aber weder dessen Unterschied von der Bewegungsgrösse (Produkt aus Masse und Geschwindigkeit) deutlich festzuhalten, noch überhaupt betreff der richtigen Behandlung des Begriffes der Geschwindigkeit Klarheit zu gewinnen. Dies tritt namentlich in seinen Ansichten über den freien Fall zu Tage. Er erkennt diesen, vermutlich KEPLERS Spuren folgend, prinzipiell zutreffend als eine beschleunigte Bewegung; aber das mangelnde Verständnis für die Bedeutung der Geschwindigkeit, der Glaube, dass schon vorhandene Bewegung einen Körper bezüglich der „Aufnahme" weiterer Bewegung prädisponiere, die Leugnung konstanter Naturkräfte, und endlich die Vorstellung über die Natur der Schwere, verhindern ihn, den richtigen Sachverhalt ausfindig zu machen, oder auch nur GALILEI's grundlegende Versuche über den freien Fall, den Fall auf der schiefen Ebene, und den Wurf, richtig zu verstehen.

Sehr bemerkenswert ist DESCARTES' Theorie der Elasticität, die er, ohne auf die beliebten „elastischen Kräfte" zurückzugreifen, mit Scharfsinn und Konsequenz allein aus rein mechanischen Vorstellungen ableitet. Ebensolche liegen auch seiner Theorie der Wärme zu Grunde, deren Wesen er in einem, durch die Stösse des Feuerelementes

verursachten Schwingen und Erzittern der irdischen Körper erblickt; da zu dieser Bewegung ein grösserer Raum als der im Ruhezustande eingenommene erforderlich ist, so dehnen sich die Körper beim Erwärmen aus.

Mit den Grundgesetzen der Hydrostatik (u. a. mit dem sog. hydrostatischen Paradoxon), und teilweise auch mit denen der Hydrodynamik, zeigt sich Descartes durchaus vertraut; bekannt sind die (ihm jedoch nicht mit völliger Sicherheit zuzuschreibenden) „cartesianischen Taucher" oder „cartesianischen Teufelchen", kleine hohle Glasfigürchen, zumeist Teufel darstellend, in einen langen, an seinem Ende fein durchlochten, und um einen der Arme geschlungenen Schwanz auslaufend; sie befinden sich in einem mit Wasser gefüllten und mit einer Tierblase zugebundenen Cylinder, und ihr Steigen und Fallen, ihre Schwebe- und Drehbewegungen bei einem Drucke auf die Blase, lassen die Gleichgewichts- und Bewegungsgesetze der Flüssigkeiten in sehr anschaulicher Weise erkennen.

Eine hervorragende Leistung Descartes' ist die Erkennung der Luft als ausdehnsame Flüssigkeit, die den nämlichen Gleichgewichts- und Bewegungsgesetzen unterliegt wie alle Flüssigkeiten; sie besitzt Gewicht und übt infolgedessen einen Druck aus, und dieser Luftdruck ist es, der (wie Descartes schon vor Toricelli aussprach) das Stehenbleiben des Quecksilbers in der barometrischen Röhre verursacht, und jenes Aufsteigen des Wassers in den Pumpenrohren bis zur Höhe von achtzehn Fuss bewirkt, das Galilei fälschlich durch den „horror vacui" zu erklären versuchte. Aus der Abhängigkeit des Luftdruckes von der Höhe der Luftsäule folgerte Descartes, dass der Stand des Barometers auf dem Gipfel eines genügend hohen Berges niedriger sein müsse als an dessen Fusse, und 1647 forderte er brieflich Pascal auf, diesen Versuch vorzunehmen, woraufhin Pascal seinen Schwager zu der berühmten, in der Geschichte der barometrischen Höhenmessung epochemachenden Besteigung des Puy-de-Dôme veranlasste, die Descartes' Voraussagung glänzend bestätigte.

Die magnetischen Zustände, insbesonders die analogen aber entgegengesetzten Eigenschaften des positiven und negativen Magnetismus, leitete Descartes aus Gestalt und Bewegung eigentümlicher Schraubenzieher-ähnlicher Gebilde ab, die entstehen, wenn die Materie

die Kanäle und Poren gewisser Stoffe (z. B. Eisen) durchdringt oder durch sie durchgepresst wird, wobei ganz analoge, jedoch bald rechts-, bald linksgewundene Corpuskeln zu Tage treten. Mit Hilfe dieser Vorstellung, die an die Hypothese erinnert mittelst derer man gegenwärtig die entgegengesetzte optische Drehung chemisch isomerer Stoffe deutet, erklärt DESCARTES die seinem Zeitalter bekannten magnetischen Erscheinungen in ausreichender Weise, zieht aber aus ihr auch falsche Schlüsse, z. B. dass Magnetismus im leeren Raume unmöglich sei. Ueberraschend richtig sind seine Ansichten betreff des Erdmagnetismus; auch beobachtete er mit Hülfe von Eisenfeilspänen zuerst die sog. magnetischen Kraftlinien, und fertigte genaue Zeichnungen über den Verlauf dieser Kurven an. Wie befremdend derlei Darstellungen den damaligen Gelehrten und Ungelehrten erschienen, mag man daraus ersehen, dass nach CYRANO DE BERGERAC's um 1650 verfasster „Reise in die Sonne“ schon der Besitz der betreffenden Abbildungen genügte, um in den gefährlichen Verdacht der Magie und Zauberei zu geraten. — Weniger glücklich und zureichend ist DESCARTES' Theorie der Elektrizität; die Behauptung, er habe die elektrische Natur des Gewitters erkannt, lässt sich nicht erweisen, auch spricht es gegen sie, dass er den Donner als Geräusch zusammenstürzender Wolkenmassen auffasst.

Die Akustik verdankt DESCARTES die richtige Erklärung der Obertöne, durch Zerfallen der schwingenden Saite in partial für sich schwingende kleinere Abteilungen.

Mannigfaltig sind seine Leistungen auf optischem Gebiete. Als Wesen des Lichtes betrachtet er eine geradlinig fortschreitende, zitternde oder schwingende Bewegung des Himmelselementes, und schreibt dieser eine unendlich schnelle oder momentane Fortpflanzung zu, „weil, falls dies nicht so wäre, auch die Fixsterne eine scheinbare Bewegung zeigen müssten“ (die thatsächlich vorhandene, aber damals noch nicht beobachtete sog. Aberration). Durch den Stoss des Himmelselementes auf das Auge entsteht das subjektive Gefühl des Lichtes; merkwürdiger Weise kann sich aber DESCARTES nicht ganz von der Anschauung frei machen, dass auch das Auge selbst eine Art tastender Lichtstrahlen aussende, wie das z. B. die (falsche!) Thatsache des Sehens der Katzen in völlig finsteren Räumen beweise.

Eingehend untersuchte und formulierte DESCARTES die Gesetze der Reflexion des Lichtes, auch entdeckte er, wie ein neuerdings durch KORTEWEG aufgefundener Brief von 1629 beweist, selbständig das Gesetz der Lichtbrechung; ohne die ungedruckt gebliebene Arbeit von SNELLIUS (1591—1626) zu kennen, leitete er es aus seinen (nicht stets richtigen) Hypothesen über die Natur des Lichtes ab, und sprach es in dem Satze aus, dass der Brechungs-Coëfficient konstant, und dem Quotienten aus den trigonometrischen Sinus des Einfalls- und Brechungswinkels gleich sei. Bestätigende Versuche stellte er besonders mittelst hyperbolischer Linsen an, auf deren Anfertigung er ausserordentliche Mühe verwandte; er erdachte und konstruierte zu diesem Zwecke eigene Schleifmaschinen, und prüfte auch das optische Verhalten der verschiedenen Glassorten. Gelegentlich der Studien über das Brechungsvermögen der Gläser entdeckte er den Zusammenhang zwischen Brechung und Entstehung farbiger Ränder, und beobachtete das bei der Brechung des Sonnenlichtes durch ein Glasprisma auftretende farbige Spektrum. Die Farben, deren Erzeugung im Allgemeinen auf die optischen Verhältnisse an den Grenzen von Licht und Schatten zurückzuführen ist, sollen im besonderen Falle der Lichtbrechung ihren Ursprung dadurch empfangen, dass die Teilchen des Himmelselementes nicht nur aus ihrer Bahn abgelenkt werden, sondern gleichzeitig auch in eine rotierende Bewegung geraten, deren Schnelligkeit bald grösser, bald geringer ist als die ihrer geradlinig fortschreitenden; je nachdem der erste oder zweite dieser Fälle eintritt, und je nach der absoluten Grösse der Geschwindigkeits-Differenzen, entstehen die nach der roten, oder die nach der violetten Seite des Spektrums zu liegenden Farben und Zwischenfarben.

Auf diese Ergebnisse gestützt wandte sich DESCARTES der Erforschung des Regenbogens zu, an dessen Erklärung sich schon seit ARISTOTELES die besten Geister, und zumeist fruchtlos, versucht hatten. Zwar war es schon 1311 dem Predigermönche THEODORICH VON BASEL gelungen, die Entstehung des Haupt- und Nebenbogens richtig zu deuten, und das nämliche führte 1611 der Erzbischof MARCANTONIO DE DOMINIS von Spalatro (ohne seinen Vorgänger zu kennen) nochmals für den Hauptbogen aus; aber erst DESCARTES blieb es vorbehalten, auf Grund einer geradezu musterhaften Experimental-Untersuchung des Ganges von

Lichtstrahlen durch kugelförmige mit Wasser gefüllte Flaschen, die erschöpfende (nur in Einzelheiten von NEWTON und sodann nochmals in neuester Zeit ergänzte) Theorie der beiden Regenbogen zu entwickeln, und nicht nur deren Bildung durch die kombinierte Wirkung mehrmaliger Brechung und Reflexion endgiltig aufzuhellen, sondern auch auf höchst mühsamem Wege die Grösse der charakteristischen Winkel, bezw. der Bogenhalbmesser, zu berechnen.

Auch das Auftreten der Ringe und Höfe um Sonne und Mond führte DESCARTES als Erster auf die Brechungen und Reflexionen der Lichtstrahlen an den feinen, in den höchsten Schichten der Atmosphäre schwebenden Eisnadeln zurück; eine eigentliche Erklärung der die Brechungserscheinungen begleitenden Farbenphänomene gelang ihm jedoch hier ebensowenig wie im Falle des Regenbogens.

Werfen wir nun einen kritischen Rückblick auf die philosophischen und physikalischen Lehren DESCARTES', so ist es selbstverständlich nicht schwierig, ihnen vom heutigen Standpunkte aus eine grosse Reihe prinzipieller Fehler vorzuhalten, ganz abgesehen von den Missgriffen auf manchen Einzelgebieten, deren verschiedene schon im Verlaufe der bisherigen Darstellung erwähnt wurden.

In physikalischer Hinsicht ist es z. B. unzweifelhaft, dass schon die Fassung des dritten „Hauptprinzipes" völlige Unkenntnis des Gesetzes von der Gleichheit der Wirkung und Gegenwirkung verrät, sowie Unkenntnis des Gesetzes von der Unabhängigkeit gleichzeitig einwirkender Kräfte; daher muss die Erklärung der, gerade für DESCARTES' System so überaus wichtigen Stosswirkungen und aller ihrer Konsequenzen notwendig falsch ausfallen, umsomehr als DESCARTES hier den Einfluss der Elastizität ausser Acht lässt, und den folgenschweren Irrtum begeht, die Richtung für eine nebensächliche, von der Natur der Bewegung ganz unabhängige Eigenschaft zu halten, so dass sie, falls sich ein Widerstand bietet, abgeändert, ja selbst ganz umgekehrt werden kann, ohne dass ein Verlust an Geschwindigkeit eintritt, — eine Behauptung, die in unlösbarem Widerspruche zu DESCARTES' eigenem Satze von der Erhaltung der Bewegungsgrösse steht.

Weshalb es nur drei Elemente, und zwar gerade von den geschilderten Eigenschaften, geben kann, ist nicht recht zu begreifen; überdies sollen sie nur durch ihre Bewegungszustände differenziert sein, so dass in der Ruhelage nur ein einheitlicher Körper zurückbliebe, den man nicht einmal einen physischen nennen könnte, sondern nur einen mathematischen, da die „Undurchdringlichkeit“ offenbar keine Eigenschaft der „Ausdehnung“ ist, und nur vermöge einer Begriffserschleichung als in ihr schon mitenthalten bezeichnet werden kann. Schwer erfasslich ist es ferner, wie die Bewegungszustände, trotz der hinzutretenden Wirbelbewegungen, unverändert erhalten bleiben und fortbestehen können.

Die Theorie der Wirbel selbst leidet an zwei bedeutenden Schwächen: erstens muss die Ursache dieser Wirbel, die doch alle Bewegung erst erklären sollen, selbst wieder in einer Bewegung gesucht werden, als deren Quelle bloss der wahre „Deus ex machina“, der „Gott der nur von aussen stiesse“, verbleibt; zweitens aber fehlt es ihr vollständig an einer mathematischen Unterlage. Infolgedessen können zwar alle möglichen physikalischen und chemischen Eigenschaften der Körper aus ihr abgeleitet werden, die hierzu nötigen, mannigfaltigen, und oft sehr geistreichen sekundären Hypothesen sind jedoch zumeist durchaus willkürliche, und ermangeln daher der beweisenden Kraft. Die feste Ueberzeugung, einen allein richtigen Grundgedanken gefunden zu haben, mittelst dessen sich alles Weitere aus blossen Begriffen und Definitionen, und dennoch der Wirklichkeit getreu, erklären lasse, hat hier Descartes irre geführt; dass er von ihr vollständig durchdrungen war, lässt aber begreifen, weshalb er weder Methoden noch Resultate seiner grossen Zeitgenossen Stevinus und Galilei zu verstehen vermochte, ja sogar das vermessene Wort sprach: „in Galilei's Schriften finde ich nichts, um was ich ihn beneide, und fast nichts, was ich als mein betrachten möchte.“ Umgekehrt wieder bezeichneten Männer wie Gassendi oder Huygens die Wirbeltheorie des Descartes, namentlich in ihrer Anwendung auf den Kosmos, als „eine Mischung von Träumen und Hirngespinnsten“, einen „physikalischen Roman“, „ein Gewebe so leichtfertiger Gründe und Dichtungen, dass man nur mit Verwunderung sehen kann, welche Mühe auf seine Anfertigung verwandt wurde“.

Den optischen Theorieen endlich, auf die DESCARTES grosses Gewicht legte, haftet der Mangel an, dass sie stets nur die Phänomene der Brechung, nicht aber die der Farbenzerstreuung erklären, da nicht einzusehen ist, wieso die brechenden Medien den Lichtteilchen Rotationsbewegungen, und noch dazu solche von sehr verschiedener Geschwindigkeit, erteilen können; die DESCARTES zuweilen zugeschriebene Ansicht, diese Geschwindigkeiten seien „schon von vornherein gegeben", d. h. das weisse Licht „enthalte bereits an sich Strahlen von allen Farben, die bei der Brechung nur getrennt werden", hat er thatsächlich niemals ausgesprochen.

In philosophischer Beziehung ist als ein Hauptmangel von DESCARTES' System hervorzuheben, dass, strenge genommen, der Satz „cogito ergo sum" nur das geistige, nicht auch das körperliche Sein des Denkenden beweist, und dass die Begriffe des Selbstbewusstseins und der Individualität, die DESCARTES als „höchst deutliche, einfache und durchsichtige" voraussetzt, in Wirklichkeit zu den letzten, schwierigsten, und noch heute der Erklärung fast unzugänglichen Abstraktionen gehören. Nur durch eine ganz unzulässige, seinem eigenen sonstigen Gedankengange widersprechende Unterstellung konstruiert sodann DESCARTES aus dem „Denken" ein „denkendes Etwas", und identifiziert dieses mit der üblichen Vorstellung einer „Seele" als beharrender Grundlage des Ichs, das doch in Wahrheit nur Ergebnis, nicht Ursache von Bewusstseinsbestimmungen sein kann; es liegt hier eine der üblen Folgen seines Unvermögens vor, sich vom mittelalterlichen scholastischen Begriffe der „Substanz" loszumachen. Die drei Substanzen, Gott, Materie, und Seele, werden übrigens nicht aus dem Denken abgeleitet, sondern in ihm „vorgefunden", und zwar als „eingeborene Ideen", deren Herkunft, Wesen, und Tragweite im Dunkeln verbleibt; nur für die Existenz Gottes findet sich noch ein besonderer Beweis geführt, den man aber nicht mit Unrecht als eine blosse verschlechterte Auflage jenes berüchtigten ontologischen Beweises des ANSELMUS VON CANTERBURY angesehen hat. Widerspruchsvoll erscheint die Bezeichnung der Seele als eine „immaterielle Substanz", ungerechtfertigt schon überhaupt die Bezeichnung von Seele und Körper als „Substanzen", da beide doch von Gott geschaffen, also gänzlich durch ihn bestimmt und von ihm abhängig sind; unerklärt bleibt es auch, wieso Körper und

Seele, die, als gänzlich von einander verschieden, sich gegenseitig nicht beeinflussen können, dieses mit Hilfe einer Beeinflussung durch Gott vermögen sollen, der doch, als dritte Substanz, von ihnen beiden nicht weniger verschieden erscheint, als sie dies selbst untereinander sind. Sodann ist aber auch die Wechselwirkung zwischen Leib und Seele keineswegs konsequent, d. h. so dargestellt, wie dieses einem extrem dualistischen Systeme entspräche; denn mögen auch die „Anstösse“ der Zirbeldrüse noch so klein sein, so widerstreitet doch schon ihr blosses Stattfinden der behaupteten Unmöglichkeit einer unmittelbaren Wirkung von Leib auf Seele oder Seele auf Leib, und es ist ganz offenbar, dass z. B. auch der kleinste wirksame Anstoss der Seele ganz undenkbar bleibt ohne Enstehung einer „neuen“ Bewegung, und ohne jene bestimmte Kraftleistung, die erforderlich ist, um den in ihrer Bahn beharrenden Lebensgeistern eine andere Richtung aufzunötigen.

Unklar bleibt ferner: das Verhältnis zwischen Leben, Tod und Seele; der Zusammenhang der geistigen und körperlichen Symptome; die Theorie der seelischen Wirkungen unter Voraussetzung eines Ausschlusses besonderer Seelenvermögen, auf dem Descartes richtiger Weise besteht; endlich die gegenseitige Beziehung zwischen Sprache und Denken, deren Vorhandensein ihm nicht entging, ja ihm sogar Versuche zur Herstellung der Ursprache als bedeutsam erscheinen liess. Auch bezüglich der Betrachtung der Tiere als blosser belebter Maschinen, als lebendiger Automaten, gewährt schon der einfache Hinweis auf den begangenen Fehler volle Einsicht in dessen Grösse; einige Forscher haben zwar die Vermutung ausgesprochen, Descartes habe eigentlich auch den Menschen in ähnlicher Weise angesehen, diesen Gedanken jedoch nicht auszusprechen gewagt, und deshalb, um Tieferdenkende auf ihn hinzuweisen, absichtlich den grossen Widerspruch zwischen der sozusagen monistischen Auffassung der Tierwelt und der dualistischen der Menschheit bestehen lassen; innere wie äussere Gründe sprechen aber gegen das Zutreffen einer solchen Vermutung.

Angesichts dieser Reihe keineswegs nebensächlicher Irrtümer und Fehlgriffe, drängt sich mit Nachdruck die Frage auf, worauf nun,

trotz dieser, die eigentliche Bedeutung DESCARTES' beruhe, — denn das blosse Vorhandensein auch positiver mathematischer, physikalischer, und philosophischer Einzelleistungen könnte kaum mehr in Aussicht stellen, als ein volles Aufwiegen aller jener Mängel. In der That darf auch die bleibende Grösse DESCARTES' nicht darin gesucht werden, dass ihm solche Einzelleistungen glückten — und wären sie auch noch so zahlreich und folgenschwer —, bedingt wird sie vielmehr durch die Tiefe seiner Gesamtanschauung, durch das richtige Erfassen der grossen Grundgedanken und fundamentalen Probleme.

So stellt sich als leitende Idee seiner ganzen Physik (im weitesten Sinne betrachtet) dar: Die Aufstellung einer einheitlichen Welterklärung auf Grund der Ueberzeugung, dass alles Geschehen n der rein körperlichen Welt, einschliesslich der organischen, allein auf Ausdehnung und Bewegung beruht, demnach auch eine rein mechanische Ableitung zulässt, und zwar mittelst der mathematischen Gesetze, die, als untrügliche eingeborene Ideen des Geistes, gleichzeitig auch die ganze äussere Ordnung der Natur beherrschen. Alles solche Geschehen muss sich daher durch Annahme ausgedehnter individueller Corpuskeln, die mit quantitativ angebbaren Bewegungsgrössen begabt sind, in zureichender Weise erklären lassen, ohne Voraussetzung irgendwelcher „qualitates occultae". Wie die Menge der Materie erhalten bleibt, so auch die der Bewegungsgrösse (in der eine dunkle Vorahnung dessen ruht, was wir heute als Energie bezeichnen); alle qualitativen Verschiedenheiten sind deshalb in letzter Linie auf quantitative zurückführbar, d. h. auf blosse Veränderungen der Bewegungszustände, deren Gesamtbetrag aber eine stets unwandelbare und konstante Grösse ist. Zur Erklärung jener Veränderungen dient die Wirbeltheorie, die jedenfalls als eine höchst geniale und sehr zweckdienliche Konzeption zu bezeichnen ist, da sie, von wenigen einheitlichen Voraussetzungen ausgehend, eine ausserordentliche Fülle von Thatsachen in anscheinend zureichender Weise deutete, und hierdurch, sowie durch ihre treffliche logische Entwickelung, eine Vollständigkeit und Abrundung gewann, die ihr für lange Zeit hinaus siegreiche Ueberlegenheit sicherte.

Als führender Gedanke der DESCARTES'schen Philosophie tritt die Lehre hervor, dass sich bei voraussetzungslosem, von allen Vorurteilen freiem Selbstdenken, als erstes und wichtigstes philosophisches

Problem die Prüfung der Erkenntnis ergiebt; nicht vom Sein ist auszugehen, sondern vom Erkennen, denn das einzige, wirklich und unmittelbar Gegebene ist nicht die Materie, sondern das Bewusstsein, und dieses allein kann aller weiteren Forschung zur Grundlage dienen. Bevor wir fragen, was wir wissen, ist also erst zu untersuchen, wie wir wissen. Mit dieser Unterscheidung hat Descartes den Wegweiser zu Kant's Kritik der reinen Vernunft aufgestellt.

Was den „methodischen Zweifel" betrifft, so fehlte es Descartes nicht an mannigfachen Vorgängern, denn Sätze wie „Zum Wissen bahnt der Zweifel den Weg", „Erstes Erfordernis der Erkenntnis ist der Zweifel", „Mit dem ersten Zweifel beginnt das erste Wissen" und dgl., finden sich schon bei Aristoteles, bei Pyrrho und Aenesidemos, beim Araber Abu-Haschim (nach v. Kremer), bei Raymund Lull (1235—1315), und bei vielen Anderen, bis herab zu Descartes' unmittelbaren skeptischen Vorläufern Charron (1541—1603) und Montaigne (1533—1592); auch zogen schon der hl. Augustinus (354—430), Wilhelm von Occam († 1347), und Campanella (1568—1639), aus solchen Sätzen Schlüsse, die in mancher Hinsicht denen Descartes' gleichen. Völliges Eigentum dieses Forschers ist aber — wenn wir von der, erst in sehr viel späterer Zeit bekannt gewordenen Philosophie der indischen Upanishaden absehen — die systematische Ausgestaltung des Skeptizismus in dem Sinne, dass der Zweifel nicht Grenze und Ende alles Denkens bildet, sondern im Gegenteil Anfang und Ausgangspunkt eines neuen Weges zur Wahrheit, als dessen Ziel sich darstellt: die Erkenntnis der Selbstbewusstheit des denkenden Ichs, und das Gewahrwerden des Gegensatzes zwischen Bewusstsein und Dasein, Denken und Sein, also zwischen Begriffen, die sich einerseits wie unversöhnlich gegenüberstehen, andrerseits aber doch gebieterisch nach einer Vermittlung verlangen.

Erfolgt diese nur durch einen „deus ex machina", so kann sie freilich keine volle und dauernde Befriedigung gewähren, und der starre Dualismus bleibt in seiner ganzen Schärfe bestehen. Seine strenge Aufrechterhaltung hat aber auch wohlthätige Folgen gezeitigt und segensreich klärend gewirkt: dass das Innenleben nicht aus mechanischen Vorgängen abzuleiten, sondern alles Seelische allein aus Seelischem, alles Physische allein aus Physischem, zu erklären, und nur

so der rechte Weg zur exakten Naturforschung zu gewinnen sei; dass dem erkennenden Subjekte die äussere Welt als Objekt gegenüberstehe; dass die äussere Welt mir zunächst nur als Vorstellung gegeben ist, und die Frage, ob und welche Realität, ob und welches wahre Dasein ihr zukomme, erst untersucht werden muss; dass der Ursprung der Vorstellung, also in letzter Linie der des Verhältnisses zwischen Objekt und Subjekt, der Prüfung bedürfe; dass die Einheitlichkeit des Weltganzen dem Gegensatze des Subjektiven (Idealen) und Objektiven (Realen) dennoch die Möglichkeit irgend einer Lösung verbürge: — diese und viele andere tiefsinnige Gedanken entflossen den, von DESCARTES mit so grosser Bestimmtheit aufgestellten, und mit Beharrlichkeit festgehaltenen Unterscheidungen.

Ist nun auch in DESCARTES' Lehre vieles Unzureichende und Unfertige, vieles Inkonsequente ja Widerspruchsvolle stehen geblieben, so dass LEIBNIZ sie in dieser Hinsicht mit einigem Rechte als „blosses Vorzimmer zur Wahrheit" bezeichnen durfte, so hat doch seine Denkarbeit schon durch Erfassen und Aufstellen jener ewigen Probleme eine bahnbrechende, tief eingreifende, die ganze Folgezeit beherrschende Leistung vollbracht. „DESCARTES — so sagt der mit seinem Lobe karge SCHOPENHAUER — ist der Vater der neueren Philosophie; er hat die Vernunft angeleitet auf eigenen Beinen zu stehen, indem er die Menschen lehrte ihren eigenen Kopf zu gebrauchen, für den bis dahin die Bibel einerseits, der Aristoteles andererseits funktionierte; er hat sich zuerst das Problem zum Bewusstsein gebracht, um das sich seither alles Philosophieren hauptsächlich dreht, das Problem vom Idealen und Realen, das heisst die Frage, was in unserer Erkenntnis objektiv und was darin subjektiv sei, was darin uns selber, was etwaigen von uns verschiedenen Dingen zuzuschreiben sei." „Dies hat er deutlich erkannt und deutlich ausgesprochen" und ist so „der Atlas geworden, auf dessen Schultern die ganze moderne Philosophie ruht."

In dem durchdringenden, von grösster Ursprünglichkeit und Energie erfüllten Geiste dieses freien Selbstdenkers finden sich bereits fast alle Hauptzüge des späteren Zeitalters der Aufklärung vorgebildet; gleich bewunderungswürdig ist die Macht seines unbedingten Strebens nach reiner Wahrheit, wie die Gewalt seiner klaren und logischen Darstellung, — Vorzüge, die ihn gleichzeitig zum Schöpfer der nationalen fran-

zösischen Philosophie, wie zum Vollender des wissenschaftlichen französischen Styles stempelten.

Doch nicht nur die Philosophie seines Vaterlandes hat Descartes von Geulincx und Malebranche bis auf Cousin und Comte beeinflusst, sondern auch dessen Kunst: deutet doch Boileau's berühmter Ausspruch, dass nur das klar und deutlich Erkannte wahr, und nur das Wahre schön sei („rien n'est beau que le vrai"), unmittelbar auf Descartes' Lehre zurück!

Seine Physik aber, deren „tourbillons" noch Molière im dritten Akte der „Femmes savantes" in etwas satyrischem Tone Erwähnung thut, gewann seit 1671 mit ungeahnter Schnelligkeit allgemeine Verbreitung und Anerkennung, indem in diesem Jahre, also noch vor Abschluss des Jahrzehntes, in dem Descartes' Schriften auf den Index gesetzt worden waren, das ganz vorzügliche, an einen Entwurf des Cyrano de Bergerac anschliessende, und durchaus in Descartes' Sinne abgefasste Lehrbuch Rohault's erschien; seither verstummte alsbald nicht nur jeder Widerspruch der Mitwelt, sondern selbst die Newton'sche Lehre gebrauchte später Menschenalter, um den Einfluss der Descartes'schen zu überwinden, was ihr in Frankreich, nach endlosen Streitigkeiten, erst gegen Ende des 18. Jahrhundertes dank den Bemühungen Maupertuis' und Voltaire's gelang.

Die Macht jedoch, die Physik wie Philosophie des Descartes in allen diesen Kämpfen unermüdlich und mit dem Aufgebote aller ihrer Mittel schützte und schirmte, war keine andere als die der Kirche, die nämliche also, die jene Lehren samt ihrem Schöpfer kurze Zeit vorher auf das bitterste verfolgt und sie in den Bann gethan hatte. Wie die Kirche, als im frühen Mittelalter die Werke des Aristoteles zuerst bekannt wurden, sie zunächst zurückwies und verbot, bald darauf aber, als ihr dies vorteilhaft schien, den Aristoteles für ihren Verbündeten erklärte, ihn als „praecursor Christi in rebus naturalibus" proklamierte, ja schliesslich jeden Angriff gegen seine Autorität als Ketzerei betrachtete und rächte: ganz ebenso verhielt sie sich, unbelehrt durch die Schäden, die ihr aus der blinden Identifizierung mit einem bestimmten philosophischen und physikalischen Systeme erwachsen waren, gegen Descartes. Seine anfänglich verworfenen Theorieen waren nach wenigen Jahrzehnten zu offiziellen kirchlichen Lehrmeinungen geworden, sie

verknöcherten alsbald zu unabänderlichen Dogmen, es galt für frevelhaft an sie zu rühren, und für ketzerisch sie zu kritisieren. Infolge solcher Einflüsse ist es ähnlich wie ARISTOTELES auch DESCARTES ergangen: gerade die schwächsten und mangelhaftesten Teile der Systeme beider Forscher wurden, weil zufällig fremden Zwecken dienlich, eifrig ausgestaltet und unermüdlich angepriesen, so dass sie noch jetzt (wenn auch zumeist unbewusster Weise) die Denkart der grossen Massen, wie die der überwiegenden Menge der Halbgebildeten beherrschen; die wahrhaft bedeutenden und bahnbrechenden Leistungen dieser tiefen Geister aber sind auch heute noch nur Wenigen bekannt, und von noch Wenigeren voll verstanden und gewürdigt.

VERSUCHE

ÜBER

SEKUNDÄRSTRAHLEN UND RADIUMSTRAHLEN

VON

ERNST DORN
IN HALLE.

Trifft die Strahlung einer Röntgenröhre auf einen ponderablen Körper, so gehen von diesem diffuse Strahlen aus, welche sich von den einfallenden Röntgenstrahlen zunächst durch eine geringere durchdringende Kraft unterscheiden.

Herr Sagnac hat die Eigenschaften dieser Strahlen, die er „Sekundärstrahlen" nennt, eingehend untersucht.

Unter seinen Beobachtungen war mir insbesondere die von Interesse, dass ein Teil der Sekundärstrahlen, welcher die photographische Wirkung der gleichzeitig auf die Platte gelangenden direkten Röntgenstrahlen *schwächte*, schon durch eine Luftschicht von 0,1 mm Dicke absorbiert wurde.[1])

Die Analogie mit den äussersten, von Herrn Dr. V. Schumann photographierten ultravioletten Strahlen liegt nahe und ist auch von Herrn Sagnac hervorgehoben worden.

Indem ich mit sehr kräftigen Induktorien die Sekundärstrahlen in einem Raume erzeugte, der durch eine Quecksilberluftpumpe evakuiert werden konnte, gelangte ich auf photographischem Wege zu folgenden Ergebnissen:

1. Von den an einer Bleiplatte entstehenden Sekundärstrahlen wurde der grössere Teil in einer Luftschicht von etwa 7,5 cm absorbiert. Die von der Luft durchgelassenen Strahlen durchsetzten ohne erhebliche Schwächung ein Aluminiumblech von 0,017 mm Dicke.

2. Weder die von der Luft absorbierten noch die durchgelassenen Strahlen vermochten Quarz (3,04 mm) oder *Flussspath* (3,71 bezw. 3,00 mm) zu durchdringen. Die zweite Flussspathplatte war von Herrn Dr. V. Schumann aus einer grösseren Reihe als die für Ultraviolett durchlässigste ausgewählt und mir freundlichst zur Verfügung gestellt worden.

---

[1]) Comptes rendus T 128 1899 p. 300.

3. Herr Dr. Schumann überliess mir eine Anzahl seiner Spezialplatten für das äusserste Ultraviolett, welche hier alle käuflichen Platten unvergleichlich an Empfindlichkeit übertreffen und ihm das Vordringen in bisher unerforschte Spektralregionen ermöglichten. Die Sekundärstrahlen im Vakuum wirkten aber auf diese Platten weit weniger, als auf solche von Perutz. Da Herr Schumann die grosse Güte hatte, eine seiner Platten hier selbst zu entwickeln, ist der Einwand ausgeschlossen, dass das Ergebnis in meiner mangelhaften Bekanntschaft mit der Behandlung der Schumann'schen Platten seinen Grund hatte.

4. Eine regelmässige Reflexion der im Vakuum erzeugten Strahlen trat weder an Stahl noch an Silber ein. Wurde die Bleiplatte durch eine rauhe Flussspathplatte ersetzt, an welcher unter Einwirkung der Röntgenstrahlen die Winkelmann'schen Flussspathstrahlen (Max. bei $\lambda = 219.10^{-6}$ mm) entstehen, so wurde ein kräftiges regelmässig reflektiertes Bild erhalten.

Die unter 2., 3., 4. aufgeführten Beobachtungen machen es bereits durchaus unwahrscheinlich, dass die von Luft stark absorbierten Sekundärstrahlen ultraviolettes Licht sind. Vollends ausgeschlossen wird diese Annahme aber durch folgende Thatsache:

5. Die in Luft stark absorbierbaren Sekundärstrahlen wurden durch den Magnet in gleichem Sinne abgelenkt wie Kathodenstrahlen.[1]) Derartige Strahlen erhielt ich nicht nur an Blei, sondern in mindestens gleicher Stärke an Platin, schwächer an Zinn und Kupfer. Mit Aluminium und Papier vermochte ich nicht, sie in wahrnehmbarer Stärke zu erzeugen, hier waren nur nicht ablenkbare Strahlen kenntlich.

Es liegt der Einwand nahe, dass diese Ablenkung nur eine scheinbare gewesen und thatsächlich hervorgerufen sei durch eine Verschiebung des Strahlungspunktes auf der Antikathode der Röntgenröhre in Folge einer Einwirkung des Magnets auf die Kathodenstrahlen in dieser. Meine Versuchsanordnung schloss einen derartigen Irrtum

---

[1]) Herr Sagnac, dem ich meine Ergebnisse brieflich mitgeteilt hatte, schrieb mir, dass er schon früher die Absicht geäussert hätte, die Sekundärstrahlen der Wirkung eines Magnets zu unterwerfen, und verwies bezüglich dieser Absicht auf *Éclairage électrique*, 12. März 1898.

vollkommen aus; zudem erschienen ausser den abgelenkten immer auch nicht abgelenkte Strahlen auf dem Photogramme.

Uebrigens waren die ablenkbaren Sekundärstrahlen nicht homogen, vielmehr war stets ein ganzes „magnetisches Spektrum“ vorhanden, in welchem die Ablenkung der äussersten noch kenntlichen Teile etwa im Verhältnis 4 : 7 stand.

Es erhebt sich nun die Frage nach dem Ursprung der ablenkbaren Strahlen.

Man könnte vermuten, dass die schnell verlaufenden elektrischen Vorgänge der Röntgenröhre im Innern des — evakuierten — Apparates hinreichend starke Potentialdifferenzen erzeugten, um hier schwache Kathodenstrahlen entstehen zu lassen, welche dann von der Bleiplatte (oder sonstigen Platte) reflektiert würden.

So hohe Potentialdifferenzen sind aber unwahrscheinlich, da der ganze Apparat aus Messing (mit Aluminiumfenster zum Eintritt der Röntgenstrahlen) bestand, und noch von starken Bleihüllen umgeben war.

Die ablenkbaren Strahlen liessen sich noch nachweisen, als der ganze Apparat isoliert in einen zur Erde abgeleiteten Eisenkasten mit Aluminiumfenster gesetzt war, während andererseits lange Funken eines Induktoriums und eines TESLA-Apparates, die dicht vor dem Eisenkasten oder gar auf denselben übersprangen, nicht die Spur einer Wirkung auf die photographische Platte hervorbrachten. Ebenso wenig wirkten Induktionsfunken vor dem nur mit seinen Bleihüllen versehenen Apparat. Hiernach bleiben nur zwei Möglichkeiten zu erörtern.

Entweder durchsetzen an der Antikathode reflektierte Kathodenstrahlen (nach Art der durch Aluminiumfolie austretenden „Lenard-Strahlen“) das Glas der Röntgenröhre, treten durch das Aluminiumfenster und werden an der Bleiplatte z. Teil als Kathodenstrahlen reflektiert, z. Teil in Röntgenstrahlen verwandelt.

Oder die einfallenden Röntgenstrahlen werden (abgesehen von dem absorbierten Betrag) teilweise in nicht ablenkbare, teilweise in ablenkbare Sekundärstrahlen umgesetzt.

In beiden Fällen — besonders im zweiten — können die beobachteten Erscheinungen ein erhebliches Interesse beanspruchen.

Gegen die erste Annahme spricht zunächst, dass die Ersetzung des ersten, 1,32 mm starken Aluminiumfensters durch ein nur 0,15 mm

dickes die Intensität der ablenkbaren Strahlen nicht in merklicher Weise steigerte. Ferner habe ich vielfach abgeänderte Versuche angestellt, um im eintretenden Strahlenbündel Kathodenstrahlen (neben den Röntgenstrahlen) nachzuweisen, wobei ich unter möglichst gleichen Verhältnissen wie bei den Hauptversuchen ebenfalls im Vakuum operierte.

Trotz langer Bemühungen ist es mir niemals gelungen, im eintretenden Strahlenbündel die leiseste Spur magnetisch beeinflussbarer Strahlen zu finden.

Ich muss daher schliessen, dass die ablenkbaren Sekundärstrahlen aus den Röntgenstrahlen beim Auftreffen auf das Blei (oder ein anderes geeignetes Material) entstehen.

6. Im Zusammenhange mit den Versuchen über Sekundärstrahlen habe ich auch einige Beobachtungen mit radioaktiver Substanz angestellt.

Es standen mir leider nur die verhältnismässig schwach wirkenden „Substanzen A und B“ von de Haën in Hannover[1]) zur Verfügung, die ich im Juli v. J. bezogen hatte. Von diesen benutzte ich ausschliesslich B, welches — im Gegensatz zu dem stark leuchtenden A — nur ein unmerkliches Phosphorescenzlicht aussendet.

Wurde die Substanz unbedeckt der ebenfalls nicht bedeckten photographischen Platte gegenübergestellt, so wurden nur nicht magnetisch abgelenkte Strahlen erhalten; war ziemlich dicht über der Substanz Aluminiumfolie von 0,0036 mm Dicke angebracht, so liess sich neben nicht abgelenkten Strahlen eine Andeutung von abgelenkten erkennen; war endlich ein schwarzes Papier zum Verdecken benutzt, so erschienen nur durch den Magnet abgelenkte Strahlen.

Alle diese Versuche sind mit etwa dreitägiger Exposition im Vakuum der Quecksilberluftpumpe gemacht; zwei Parallelversuche unter Atmosphärendruck mit offener Substanz und photographischer Platte führten zu einer gleichmässigen ziemlich starken Schwärzung der letzteren, welche vielleicht einer Umwandlung der Radiumstrahlen an den Luftteilchen, möglichenfalls einer chemischen Wirkung der

[1]) Nach freundlicher Mitteilung von Herrn de Haën enthalten diese Substanzen Radium.

abgeschlossenen, durch die Strahlung veränderten Luftmasse zuzuschreiben ist.

Ich kann die obigen Ergebnisse nur so deuten, dass die von der Substanz primär ausgesendeten Strahlen magnetisch nicht ablenkbar (oder wenigstens unter den vorliegenden Bedingungen nicht merklich ablenkbar) waren, und durch Aluminium zu einem kleinen Teile, durch das Papier ganz (oder fast ganz) in ablenkbare Strahlen umgewandelt wurden.

Es wäre voreilig, für die stark radioaktiven Substanzen ohne weiteres ein genau gleiches Verhalten vorauszusetzen; jedenfalls geht aus dem Mitgeteilten hervor, dass bei derartigen Untersuchungen die Möglichkeit einer Umwandlung der Strahlen nicht ausser Acht gelassen werden darf und vielleicht liegt hier der Schlüssel zur Erklärung scheinbarer Widersprüche.[1])

Ich erblicke in der Umwandelbarkeit magnetisch nicht (oder kaum) ablenkbarer Radiumstrahlen in stark ablenkbare eine Stütze meiner Beobachtungen eines analogen Verhaltens der Röntgenstrahlen.

---

[1]) Nachträgliche Bemerkung. Herr B. Walter weist, ohne die magnetischen Verhältnisse zu berücksichtigen, ebenfalls auf die starke Transformierbarkeit der Radiumstrahlen hin. Fortschr. a. d. Geb. der Röntgenstrahlen III, S. 66, 1900.

Vorgetragen in der Sitzung am 20. Januar 1900.

ELEKTROSTATISCHE ABLENKUNG DER RADIUMSTRAHLEN

VON

ERNST DORN
IN HALLE

Nachdem von Herrn Giesel die Ablenkung der Strahlung radioaktiver Substanzen durch den Magnet nachgewiesen war, konnte man in Analogie mit den Kathodenstrahlen auch eine Einwirkung des elektrischen Feldes erwarten.

Der thatsächliche Nachweis hierfür ist mir vor kurzem mit einer ziemlich primitiven Versuchsanordnung gelungen.

Die Konduktoren einer Influenzmaschine standen mit den Belegungen einer grossen Leydener Flasche und den Kugeln eines Funkenmikrometers in Verbindung. Durch Vermittelung eines Umschalters, dessen isolierende Teile aus Ebonit bestanden, waren an die Kugeln des Funkenmikrometers die beiden 6 cm im Durchmesser haltenden Platten eines Kohlrausch-Kondensators angeschlossen, sodass denselben eine wechselnde Ladung erteilt werden konnte.

Auf den Konduktoren wurden zwei Nähnadeln, mit den Spitzen gegeneinander gekehrt, befestigt.

Bei passender Entfernung derselben konnte man die Potentialdifferenz bis zur Entladung durch die (2—3 mm betragende) Funkenstrecke des Mikrometers steigern; verlangsamte man dann die Drehung ein wenig, so hielt sich die Potentialdifferenz nahe auf der der Schlagweite entsprechenden Höhe, ohne dass der Beobachter durch die überspringenden Funken belästigt wurde.

Eine grosse dünne Ebonitplatte blendete die an der Elektrisiermaschine auftretenden Lichterscheinungen ab.

Die radioaktive Substanz — etwa 0,5 g Brombaryum, von Herrn Giesel freundlichst geliehen — bedeckte mit 16 mm Durchmesser den Boden eines Aluminiumschälchens, welches in den oberen Teil eines massiven Bleicylinders eingelassen war.

Da der freie Abstand der Kondensatorplatten 14 mm betrug und ihr unterer Rand nur 13 mm oberhalb der strahlenden Substanz sich

befand, entstand auf dem 2 cm oberhalb der Kondensatorplatten angebrachten *Ba Pt Cy*-Schirm ein heller Streifen, welcher den zwischen den Platten hindurchgegangenen Strahlen entsprach; Seitenlicht machte sich kaum bemerkbar.

Der Beobachter schob einen dunklen Papierstreifen soweit vor, dass die Lichterscheinung bis auf einen schmalen Rand verdeckt war, und suchte diejenige Kommutatorstellung, bei welcher dieser Rand breiter erschien. Dann wurde die Ladung auf beiden Kondensatorplatten geprüft. Der die Elektrisiermaschine drehende Gehilfe, welcher von der Handhabung des Kommutators nicht unterrichtet war, konnte auch die Lichterscheinung sehen; seine jedenfalls unbefangenen Angaben deckten sich ausnahmslos mit denen des Beobachters.

Diejenige Platte des Kondensators, nach welcher der Lichtschein hinwanderte, erwies sich stets als positiv; die Ablenkung erfolgt also in demselben Sinne wie bei den Kathodenstrahlen.

Es könnte der Einwand erhoben werden, dass die Veränderung der Lichterscheinung mit den Radiumstrahlen gar nichts zu thun habe, sondern durch rein elektrische Vorgänge hervorgerufen sei.

Zunächst konnte aber nie ein Leuchten wahrgenommen werden, wenn die Elektrisiermaschine in Abwesenheit der radioaktiven Substanz in Thätigkeit gesetzt wurde.

Ferner wiederholte ich den Hauptversuch mit dem gleichen Erfolge, nachdem ich die dem Kondensator zugewendete Rückseite des Leuchtschirmes mit einer zur Erde abgeleiteten Metallbelegung versehen hatte, die oberhalb der Kondensatorplatten aus Aluminiumfolie von 0,003 mm Dicke, im übrigen aus Staniol bestand.

Fasst man die Radiumstrahlen als elektrisch geladene, mit grosser Geschwindigkeit sich bewegende Massen auf, so kann man unter näher anzugebenden Voraussetzungen die bei obigem Versuche zu erwartende Ablenkung berechnen.

In Anlehnung an die Betrachtung des Hrn. Lenard[1]) werde das elektrische Feld auf der Strecke c zwischen den Kondensatorplatten konstant gleich F, ausserhalb derselben gleich Null angenommen.

---

[1]) Lenard, Wied. Ann. 64, p. 279, 1898.

Die Ablenkung eines Strahles, der senkrecht zu den Kraftlinien eintritt und in einem Abstande ξ vom Kondensator auf einem zu seiner ursprünglichen Richtung senkrechten Schirm aufgefangen wird, findet man leicht:

$$y = \frac{\varepsilon F}{v^2 \mu} \left[\frac{c^2}{2} + c\,\xi\right],$$

wenn bedeutet

μ die Raumdichte der bewegten Massen,

ε die Raumdichte der elektrischen Ladung auf denselben,

v die Geschwindigkeit der Bewegung.

Für ein französisches Radiumpräparat erhielt Herr Becquerel[1]) aus der Ablenkung im homogenen Magnetfelde $\mu v / \varepsilon = 1500$; für v werde der von Lenard für Kathodenstrahlen gefundene Wert $0{,}72 \,.\, 10^{10}$ *cm/sec* gesetzt.

Der Schlagweite von 3 mm zwischen Kugeln von 1 cm Durchmesser entspricht nach Herrn Paschen die Potentialdifferenz 38,94 in elektrostatischem Masse, also, da die Kondensatorplatten 1,4 cm von einander entfernt waren die Feldstärke $38{,}94 / 1{,}4 = 27{,}82$ elektrostatisch, welche Zahl zur Reduktion auf das elektromagnetische Masssystem noch mit $3 \,.\, 10^{10}$ zu multiplicieren ist.

Endlich hat man zu setzen $c = 6$ cm, $\xi = 2$ cm und findet für den Wert der seitlichen Verschiebung

$$y = 2{,}3 \text{ cm}.$$

Indessen übersieht man leicht (am bequemsten mit Hilfe einer Zeichnung), dass wegen der nur 14 mm betragenden Entfernung der Kondensatorplatten der grösste Teil der senkrecht zum elektrischen Felde einfallenden Strahlen von der positiven Kondensatorplatte aufgehalten wird und dass die äussersten hindurchgehenden Strahlen nur etwa 5 mm weiter sich erstrecken, als ohne elektrische Erregung.

Die Lichterscheinung auf dem Schirm konnte nur mit ausgeruhtem Auge im vollkommen verdunkelten Zimmer beobachtet werden. Unter diesen Umständen ist es äusserst schwierig, quantitative Angaben zu machen; indessen schien die beobachtete Verschiebung 2—3 mm zu betragen.

---

[1]) Becquerel, Comptes rendus 20. Jan. 1900, T. 130, p. 206.

Dass die Feldstärke thatsächlich etwas geringer war, als oben in Rechnung gesetzt, dürfte wenig ausmachen, indessen ist zu beachten, dass auch im Magnetfeld nur ein Teil der Radiumstrahlen merklich ablenkbar ist und dieser Strahlen sehr verschiedener Ablenkbarkeit enthält, von denen die „steiferen" eine grössere durchdringende Kraft besitzen. Da nun die Strahlen einen Weg von etwa 9 cm in Luft zurückzulegen und dann noch das Papier des Leuchtschirms zu durchsetzen hatten, so wären für $\mu v / \varepsilon$ und wohl auch für v wahrscheinlich höhere Werthe in die Formel einzutragen gewesen.

Halle, 11. März 1900.

VERSUCHE DES HERRN HENNING

ÜBER DIE ELEKTRISCHE LEITUNGSFÄHIGKEIT RADIOAKTIVER SUBSTANZEN

VERSUCHE DES HERRN BERNDT

ÜBER DEN EINFLUSS VON SELBSTINDUKTION AUF DIE DURCH DEN INDUKTIONSFUNKEN ERZEUGTEN METALLSPEKTRA IM ULTRAVIOLETT

VORLÄUFIGE MITTEILUNGEN

VON

ERNST DORN

I.

Auf meine Veranlassung hat Herr cand. Henning bereits Anfang März d. J. einige Lösungen von radioaktivem Chlorbaryum (französischen Ursprungs) und Brombaryum (von De Haën in Hannover) auf ihre elektrische Leitungsfähigkeit untersucht und mit Lösungen der entsprechenden inaktiven Substanzen verglichen, welche gleiche Gewichtsmengen des Salzes enthielten.

Die massgebenden Gesichtspunkte waren die folgenden.

Wenn, wie Frau Curie angiebt, die Aktivität durch eine Beimengung von höherem Atomgewicht veranlasst wird, so war eine Differenz der Leitungsfähigkeiten aktiver und inaktiver Substanz zu erwarten und zwar wahrscheinlich bei ersterer ein geringerer Wert.

In dieser Hinsicht haben die Versuche bisher zu sicheren Ergebnissen nicht geführt.

Andererseits könnte in den aktiven Lösungen eben in Folge der Anwesenheit aktiver Substanz eine gesteigerte Ionisation (vielleicht auch des Lösungsmittels) eintreten, also eine Erhöhung der Leitungsfähigkeit, was besonders in verdünnteren Lösungen zu erwarten wäre.

Andeutungen eines derartigen Verhaltens scheinen in der That vorzuliegen.

Herr Henning ist mit der Fortsetzung seiner Versuche beschäftigt.

Mitgeteilt in der Sitzung vom 19. Mai 1900.

II.

Um die Spektra der Metalle durch den Induktionsfunken zu erzeugen, pflegt man bekanntlich der Funkenstrecke parallel einen Kondensator von geeigneter Kapazität (Leydener Flaschen) anzubringen.

Hr. Hemsalech[1]) beobachtete tiefgreifende Veränderungen des Spektrums, als er Rollen mit Selbstinduktion der Funkenstrecke vorschaltete.[2])

Die von Herrn Hemsalech mitgeteilten Beobachtungen beziehen sich wesentlich auf den sichtbaren Teil des Spektrums und reichen im Ultraviolett nur bis $\lambda = 0{,}00036$ mm.

Einen specifischen Einfluss der Selbstinduktion will hierbei Herr Hasselberg[3]) nicht anerkennen, sondern glaubt, dass es lediglich die Abschwächung des Funkens sei, welche die Aenderungen des Spektrums bedinge, und dass derselbe Erfolg durch Einschaltung induktionsfreier Widerstände erzielt werden könne.

Bei dieser Sachlage unternahm auf meine Anregung Herr cand. Berndt eine Fortsetzung der Untersuchung, welche ein doppeltes Ziel hatte.

Einerseits sollte weiter in das Ultraviolett vorgedrungen werden, und hierzu bot der grosse Quarzspektrograph des physikalischen Instituts ein vorzügliches Hülfsmittel.

Andrerseits wurde eine systematische Vergleichung des Einflusses von Selbstinduktion und Widerstand in Aussicht genommen.

Zu dem Ende wurden Rollen mit den abgestuften Selbstinduktionen $0.0_4 84$, $0{,}0_4 84$, $0{,}0_3 180$, $0{,}0_3 382$, $0{,}0_3 893$, $0{,}0_2 175$, $0{,}0_2 314$ (Summe $0{,}0_2 652$) Erdquadrant hergestellt, ferner (unter Benutzung von Zinksulfat und Mannit — Borsäurelösung) Widerstände zum Vergleich herangezogen, welche den Selbstinduktionen in gewissem Sinne „äquivalent" waren.

Bei ausreichender Selbstinduktion ist die Entladung bekanntlich oscillierend, und man kann den Maximalwert der Entladungsstromstärke aus der Theorie von Kirchhoff[4]) berechnen.

Ist hingegen keine merkliche Selbstinduktion im Schliessungsbogen der Leydener Flaschen vorhanden, sondern ein grösserer Widerstand, so erfolgen keine Schwingungen, und man kann den Widerstand

---

[1]) Hemsalech, J. de Phys. (3) 8, 1899 p. 653 u. Comptes rendus 129, 1899 pag. 285.

[2]) Ueber den Grund dieser Veränderungen vgl. Schuster und Hemsalech, Proc. Royal Soc. 64, 1899 p. 331.

[3]) Hasselberg, Journal de physique, (3) T. 9, 1900 p. 153.

[4]) Kirchhoff, Pogg. Ann. 121 p. 551.

so bemessen, dass die Entladung mit einer Stromstärke einsetzt, welche dem Maximum für eine gegebene Selbstinduktion entspricht. Dieser Widerstand wird als äquivalent betrachtet; zu $0,0_4 84$ Erdquadrant gehören 97 Ohm, zu $0,0_2 652$ Erdquadrant 853 Ohm.

Uebrigens wurden vier Leydener Flaschen mit der Gesamtkapazität von 0,00896 Mikrofasod benutzt.

Es zeigte sich nun, dass schon bei $0,0_4 84$ Quadrant viele Linien, besonders Luftlinien, verschwinden, andere Linien ihr Intensitätsverhältnis ändern, auch neue Linien auftreten — in Uebereinstimmung mit den Angaben von Hemsalech für den weniger brechbaren Teil des Spektrums.

Der äquivalente Widerstand — 97 Ohm — bringt zwar auch Linien zum Verschwinden, aber bei weitem nicht so viele, erzeugt keine neuen Linien und kaum eine Aenderung in den Intensitätsverhältnissen.

Steigert man die Selbstinduktion, so verschwinden weitere Linien; für eine Selbstinduktion von $0,0_3 316$ Quadrant zeigen sich (bei Cadmium) die Anfänge eines Bandenspektrums, welches für $0,0_2 652$ Quadrant sehr schön hervortritt.

Die den höheren Selbstinduktionen äquivalenten Widerstände löschten zwar auch weitere Linien aus, glichen aber doch nicht den Spektren für Selbstinduktion, dem einerseits, wie schon erwähnt, die Luftlinien fehlten, während Linien sichtbar waren, die weder im gewöhnlichen Spektrum noch im Widerstandsspektrum zu finden sind.

Vorgetragen in der Sitzung vom 23. Juni 1900.

Nachschrift.

Es liegen gegenwärtig die vollständigen Aufnahmen von neun Metallen vor.



ÜBER
DIE ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DER GEGENWÄRTIGEN
PHANEROGAMEN FLORA UND PFLANZENDECKE DER SKANDINAVISCHEN HALBINSEL UND DER BENACHBARTEN SCHWEDISCHEN UND NORWEGISCHEN INSELN

VON

DR. AUGUST SCHULZ,
PRIVATDOZENTEN DER BOTANIK IN HALLE.

SONDERABDRUCK A. D. ABHANDLUNGEN DER NATURFORSCHENDEN GESELLSCHAFT
ZU HALLE BD. XXII

STUTTGART
E. SCHWEIZERBART'SCHE VERLAGSHANDLUNG
(E. NAEGELE)
1900

A.

Die bisherige Behandlung der Frage nach der Entwicklung der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke der skandinavischen Halbinsel und der benachbarten schwedischen und norwegischen Inseln.

Die Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Flora und Pflanzendecke[1])*) der skandinavischen Halbinsel und der benachbarten schwedischen und norwegischen Inseln[2]) oder einzelner grösserer oder kleinerer Teile dieses ausgedehnten Gebietes ist schon mehrfach mehr oder weniger eingehend behandelt worden. Den ersten Versuch, die Entwicklung der Flora des Gesamtgebietes zu erklären, veröffentlichte 1866 F. W. C. ARESCHOUG[3]) in seinem „Bidrag till den skandinaviska vegetationens historia".[4]) Nach ARESCHOUG lassen sich in der Flora des Gebietes mindestens drei durch ihre Herkunft und ihre Verbreitung von einander abweichende Elemente unterscheiden,[5]) die in der Zeit nach dem Höhepunkte der Eiszeit, in welcher sich das Klima andauernd besserte, und zwar wie sich aus ihrer Verbreitung erschliessen lässt nach einander, nach Skandinavien eingewandert sind. Während des Höhepunktes der Eiszeit war das Gebiet ganz und gar mit Eis und Schnee bedeckt und vermochte keine höheren Gewächse zu beherbergen. Dann im Ausgange der Eiszeit — „under istidens sednare period" —, als das Land seine Eisbedeckung verlor, wanderte aus Nordsibirien eine arktische Vegetation, die nordsibirische Flora, ein. Sie herrschte in dem eisfrei gewordenen Lande zuerst ausschliesslich, zog sich aber bei der fortschreitenden Besserung des Klimas nach

*) Die Anmerkungen sind sämtlich am Ende zusammengestellt worden.

Norden und auf die höheren Gebirge zurück. Im nördlichen Teile Skandinaviens bildet sie noch gegenwärtig den Hauptbestandteil der Flora, im mittleren und südlichen Teile sind aber allmählich sehr viele ihrer Arten, und zwar gerade die am meisten charakteristischen, ausgestorben und durch neue Einwanderer, welche sich mit den überlebenden nordsibirischen Elementen gemischt haben, ersetzt; andere scheinen hier im Aussterben begriffen zu sein. So scheinen die Arten dieser Flora im südlichen Teile der südlichsten schwedischen Landschaft Schonen, aus welchem sie schon fast vollständig verschwunden sind, im Aussterben begriffen zu sein und — „i följd deraf" — das Vermögen, sich auszubreiten, verloren zu haben.

Die jüngeren Einwanderer[6]) zerfallen in zwei Gruppen. Die Arten der einen, der Altai-Flora, besitzen in Skandinavien vorzüglich eine östliche und südöstliche Verbreitung oder sind in seinem mittleren Teile in dem Silurgebiete von Osten bis Westen verbreitet. Die Arten der anderen Gruppe, der kaukasischen und Mittelmeer-Flora, besitzen in Skandinavien teils eine überwiegend westliche Verbreitung, teils sind sie ziemlich gleichmässig über die Küstengegenden seines südlichen Teiles verbreitet, teils besitzen sie in ihm eine südöstliche Verbreitung. Die Altai-Flora wanderte zuerst von diesen beiden Gruppen, und zwar unmittelbar nach der Eiszeit oder während diese noch im Abnehmen begriffen war, nach Skandinavien ein. Sie kam aus dem mittleren und nördlichen Asien, wo ihre Arten ihr Centrum besitzen, und drang über die heutige Ostsee, deren Becken noch damals wie zur Eiszeit Land war,[7]) nach Skandinavien vor. Einige ihrer Arten gelangten sogar über die damals noch wie in der Eiszeit zwischen Skandinavien und den britischen Inseln bestehende Landbrücke nach den britischen Inseln.[8]) Das Ostseebecken wurde später bis auf einige Inseln, auf welchen sich viele Arten dieser Flora erhielten, vom Meere bedeckt. Als dann das Klima noch milder wurde, begann die Einwanderung der kaukasischen Flora. Sie kam teils aus Südosten, aus den Kaukasus-Ländern und den Strichen um das Kaspische und das Schwarze Meer, teils aus Süden, aus dem Mittelmeergebiete. Der grösste Teil der zu dieser Flora gehörenden Arten scheint über Dänemark nach Skandinavien eingewandert zu sein; ein anderer Teil ist wie die Altai-Flora über das trockene Ostseebecken

eingewandert, welches zur Zeit der Einwanderung dieser Flora zu sinken und sich mit Wasser zu bedecken begann. Gleichzeitig mit diesen Gewächsen scheint die Buche, deren Verbreitung im Allgemeinen mit derjenigen dieser Gewächse übereinstimmt, nach Skandinavien eingewandert zu sein. Dass sie auf einigen der Ostseeinseln, auf denen Kräuter der kaukasischen Flora vorkommen, nicht wächst, spricht nicht gegen die Annahme einer gleichzeitigen Einwanderung der Buche und der krautigen Arten dieser Flora, denn die Buche wandert weit langsamer als viele Kräuter und vermochte ohne Zweifel deshalb diese Inseln nicht mehr, bevor sie sich vom Festlande abtrennten, zu erreichen, während schnellwandernde krautige Arten vorher dorthin gelangen konnten. Vielleicht lässt sich später nachweisen, dass die Arten der kaukasischen Flora aus verschiedenen Gegenden und in verschiedenen Zeiten nach Skandinavien eingewandert sind. Vielleicht war zur Zeit ihrer Einwanderung das Klima milder als jetzt; vielleicht sind bei dessen Verschlechterung manche Arten der Flora ausgestorben, andere auf isolierte besonders günstige Oertlichkeiten beschränkt worden.

Die Arten, welche ihr Centrum jetzt in den um die Ostsee gelegenen Ländern besitzen, sind wohl teils gleichzeitig mit der Altai-Flora, teils mit der kaukasischen und Mittelmeer-Flora und auf denselben Wegen wie diese nach Skandinavien eingewandert.

Zehn Jahre nach der Veröffentlichung von ARESCHOUG's „Bidrag" publizierte A. BLYTT zum ersten Male seine Ansichten über die Entwicklung der norwegischen Phanerogamen-Flora.[9]) Während, wie soeben dargelegt wurde, ARESCHOUG in der skandinavischen Phanerogamen-Flora drei durch ihre Herkunft und ihre Ansprüche an das Klima von einander abweichende Floren-Elemente unterschied, fasste BLYTT die norwegischen Phanerogamen in sechs sich durch ihre Anpassung an das Klima und ihre Verbreitung in Norwegen unterscheidende Arten-Gruppen oder Floren zusammen. Drei von diesen Arten-Gruppen, die arktische, die boreale und die subboreale Gruppe, sind an kontinentales Klima angepasst und finden sich deshalb vorzüglich in denjenigen Gegenden Norwegens, deren Klima den ausgeprägtesten kontinentalen Charakter besitzt; die drei anderen Arten-Gruppen, die subarktische, die atlantische und die subatlantische Gruppe,

vorzüglich die beiden letzten, sind an insulares Klima angepasst und leben deshalb hauptsächlich in den durch insulares Klima ausgezeichneten Strichen Norwegens. Die Arten der arktischen Gruppe wachsen vorzüglich in den eigentlich kontinentalen Gebirgsgegenden, wo sie durch die höchsten Bergzüge und ausgedehntesten Firnmassen gegen die Seeluft geschützt sind; die Arten der borealen Gruppe bewohnen hauptsächlich die Schutthalden der trockenen und warmen inneren Fjordregion an der Süd- und Westküste bis zum Trondhjemfjorde nach Norden; die Arten der subborealen Gruppe endlich leben fast nur auf den losen Schiefern und den Kalkschichten der Silurformation der allerniedrigsten Gegenden der Südostseite Norwegens. Die Arten der subarktischen Gruppe sind zwar über das ganze Land verbreitet, leben aber vorzüglich an feuchten Orten; die Arten der atlantischen Gruppe wachsen vorzüglich in den feuchtesten Gegenden des Westens, besonders von Stavanger bis Christianssund; die Arten der subatlantischen Gruppe wachsen in den südlichsten Küstengegenden im Amte Smaalehnene und im Christianssandischen Stifte, sie haben keinen so ausgeprägt insularen Charakter wie die Arten der atlantischen Gruppe.

Diese sechs Gruppen können nach Norwegen erst nach der Eiszeit, in welcher die skandinavische Halbinsel mit Ausnahme einzelner der höchsten Bergzinnen in eine Decke von ewigem Schnee und Eis gehüllt war und Phanerogamen auf ihr nicht zu leben vermochten, von auswärts eingewandert sein. Ihre Einwanderung kann nur schrittweise erfolgt sein; die einzelnen Arten sowohl wie die Arten-Gruppen müssen also ehemals unter für sie günstigen klimatischen Verhältnissen über die zum Teil sehr grossen Lücken ihrer Gebiete verbreitet gewesen sein und können von diesen erst später durch Veränderung des Klimas verdrängt worden sein. Es müssen somit seit der Eiszeit mehrere Perioden mit kontinentalem Klima mit solchen mit insularem Klima abgewechselt haben, in deren jeder eine der sechs Arten-Gruppen einwanderte. In jeder neuen Periode wurde die ältere Flora durch die neuen Ansiedler zwar nicht vollständig vernichtet, aber nach für sie besonders günstigen Gegenden zurückgedrängt. Da Norwegen seit der Eiszeit weit aus dem Meere aufgestiegen ist, so sind die tiefsten Gegenden, welche also am spätesten ihre Meerbedeckung verloren

haben, noch nicht von jenen klimatischen Umwälzungen betroffen worden und haben deshalb eine reiche Flora behalten.

Dass seit der Eiszeit ein mehrfacher Wechsel trockener und feuchter Perioden stattgefunden hat, konnte Blytt auch durch Untersuchung zahlreicher postglacialer Torfmoore des südöstlichen Norwegens feststellen. Die ältesten dieser Moore enthalten vier Torfschichten und vielfach drei aus alten Waldböden und Wurzelstockresten bestehende, mit diesen abwechselnde Schichten. Diese letzten Schichten stammen aus Zeiten, in denen die Oberfläche der Moore trockener war als in den vorhergehenden Zeitabschnitten, in welchen sich die Torfschichten bildeten, so trocken, dass sie sich mit Wald bedecken konnte. Im Verlaufe der Bildung der ältesten Moore müssen also vier feuchte und drei trockene Zeiten vorhanden gewesen sein. Dieser Wechsel von trockenen und feuchten Zeiten während der Entwicklung der Moore kann keine lokalen Ursachen gehabt haben, die entsprechenden Torf- und Wurzelstockschichten der verschiedenen Moore müssen vielmehr als geologisch gleichzeitige Bildungen angesehen werden. Hierfür spricht schon der Umstand, dass diejenigen Moore, in welchen Wurzelstockschichten vorkommen, gegenwärtig im grossen ganzen trockener als früher und meist mit Wald und Heide bewachsen sind, während der Gegenwart eine Zeit vorausging, in welcher diese Moore weit nässer waren und in ihnen Torfbildung stattfand; am besten lässt sich dies aber daraus erkennen, dass sich in den tiefsten Lagen — bis 30 Fuss ü. M. — derjenigen Striche des südöstlichen Norwegens, welche sich seit der Eiszeit aus dem Meere erhoben haben und gegenwärtig noch ein wenig erheben, meist nur zwei bis vier Fuss mächtige Moore ohne Wurzelstockschicht finden, während mit der Zunahme der Meereshöhe bis zu 600 Fuss in überall ungefähr gleichen Abständen die Mächtigkeit der Moore und damit die Anzahl der Torf- und Wurzelstockschichten in diesen bis zu den angegebenen Werten zunimmt. Oberhalb dieser Höhe, der grössten Höhe der eiszeitlichen Meeresbedeckung in diesem Teile Norwegens und in den Strichen um die inneren Teile des Trondhjemfjordes, wächst die Mächtigkeit der Moore nicht mehr mit der Zunahme der Meereshöhe. Die gleichen Schichten wie in den Mooren Norwegens finden sich in denjenigen Dänemarks, die entsprechenden Schichten der beiden Länder sind also gleichzeitige

Bildungen. Es lässt sich aus dem Aufbaue der Moore somit erkennen, dass seit dem Beginne ihrer Entwicklung drei, oder mit Einschluss der trockenen Gegenwart vier, trockene und vier feuchte Perioden auf einander gefolgt sind. Sowohl die einzelnen Torf- wie die Wurzelstockschichten der Moore weichen bezüglich der von ihnen eingeschlossenen Pflanzenreste von einander ab. Die drei untersten Schichten enthalten nur Reste von arktischen und subarktischen Gewächsen; die unterste Torfschicht enthält z. B. Reste von *Populus tremula L.* und *Betula odorata Bechst.*; die unterste Waldbodenschicht Wurzelstöcke und Stämme dieser Bäume; die folgende Torfschicht Kiefernreste. Die auf diese folgende Wurzelstockschicht schliesst die ältesten Reste der Sommereiche, des Haselstrauches und anderer wärmeliebender Laubhölzer ein, welche damals häufiger als gegenwärtig waren und sogar in Gegenden vorkamen, denen sie heute vollständig fehlen. Die dritte Torfschicht enthält Stämme der Wintereiche, welche zu dieser Zeit häufiger als heute vorkam. Die dritte Wurzelstockschicht enthält vorzüglich Reste der Kiefer und Birke, doch auch solche der Eiche und der Hasel, welche damals beide eine weitere Verbreitung als in der Gegenwart besassen, während die oberste Torfschicht gewöhnlich aus losem Sphagnumtorf besteht. In der Gegenwart sind die Moore zum grossen Teile trocken und mit Heide oder Wald bedeckt. Auf Grund eines Vergleiches der Arten, deren Reste in den einzelnen Schichten der Moore eingeschlossen sind, mit denjenigen der sechs in der gegenwärtigen Flora unterscheidbaren klimatischen Arten-Gruppen konnte Blytt behaupten, dass die boreale Arten-Gruppe in der offenbar durch starke Sommerwärme ausgezeichneten trockenen Periode, während welcher sich die zweite Wurzelstockschicht bildete, die atlantische Gruppe in der folgenden feuchten Periode, in welcher sich die die boreale Wurzelstockschicht überlagernde Torfschicht bildete und welche ein milderes und mehr insulares Klima als die Gegenwart besass — die heutige Seefauna Bergens lebte damals in der Gegend von Christiania —, die subboreale Gruppe in der folgenden trockenen Periode, aus welcher die oberste Wurzelstockschicht stammt, und die subatlantische in der letzten feuchten Periode, aus welcher die oberste Torfschicht stammt, eingewandert sind, während die Einwanderung der keinen ausgeprägt

insularen Charakter tragenden subarktischen Arten-Gruppe in den Zeitraum fällt, in welchem sich die drei untersten Moorschichten bildeten, und die Einwanderung der ausgeprägt kontinentalen arktischen Arten-Gruppe während der Bildung der die Torfmoore unterlagernden Thonschicht stattfand. In der trockenen Gegenwart sind offenbar die kontinentalen Arten in der Ausbreitung begriffen.

In späterer Zeit hat BLYTT seine Ansichten über die Entwicklung der norwegischen Flora noch weiter ausgebildet und in manchen Punkten etwas geändert;[10]) vorzüglich hat er die subarktische Arten-Gruppe weiter gegliedert und Stellung zu den Ansichten der skandinavischen Geologen über die postglaciale Senkung und Hebung der skandinavischen Halbinsel genommen.

Während BLYTT fast ausschliesslich die Entwicklung der heutigen Flora untersuchte, beziehen sich die Untersuchungen R. SERNANDER'S[11]) sowohl auf die Entwicklung der Flora wie diejenige der Pflanzendecke, und zwar hauptsächlich einzelner Teile Schwedens. Während BLYTT die gesamte — phanerogame — Flora,[12]) d. h. die Flora im eigentlichen Sinne, behandelt, betrachtet SERNANDER auch bei der Behandlung eines engumschriebenen Gebietes nur einen Teil der Formen, fast nur diejenigen, von denen fossile Reste in dem betreffenden Gebiete gefunden wurden. Auch darin weicht er von BLYTT ab, dass er von der Untersuchung von Pflanzenreste einschliessenden, nach der Klimax der letzten kalten Periode gebildeten Torf-, Schlamm-, Wiesenmergel-, Tuff-, Thon- und Sandablagerungen, nicht wie dieser von der Untersuchung der heutigen Pflanzenwelt ausgeht. Er sucht die einzelnen Schichten der genannten Ablagerungen mit den von BLYTT in den norwegischen Torfmooren festgestellten Torf- und Wurzelstockschichten und die durch Bewegungen der skandinavischen Kruste ausgezeichneten Zeiträume, in denen sich die Schichten bildeten, mit den von BLYTT aufgestellten trockenen und feuchten Perioden zu parallelisieren und gelangt dabei zu dem Schlusse, dass sich in Schweden dieselben Perioden der Entwicklung der Flora und Pflanzendecke wie in Norwegen unterscheiden lassen. Von diesen entsprechen seiner Meinung nach die arktische Periode — er bedient sich der Bezeichnungen BLYTT'S — der Dryasperiode NATHORST'S, der erste Abschnitt der subarktischen Periode der Espenperiode STEENSTRUP'S, die beiden letzten Abschnitte

dieser Periode der Kieferperiode, die boreale, atlantische und ein Teil der subborealen Periode der Eichenperiode, der letzte Teil der subborealen Periode, die subatlantische Periode sowie die Jetztzeit der Erlen- und Buchenperiode dieses Forschers. Bezüglich der von den skandinavischen Geologen nachgewiesenen jüngeren Krustenbewegungen Skandinaviens gelangt Sernander zu der Ansicht,

1. dass das Maximum der spätglacialen Senkung in die arktische Periode fiel und dass während dieser ein nicht unbedeutender Teil der spätglacialen Hebung stattfand;

2. dass das Maximum der Ancylussenkung wahrscheinlich in den letzten — insularischen — Abschnitt der subarktischen Periode fiel;

3. dass das Maximum der Ancylushebung in die boreale Periode fiel;

4. dass das Maximum der postglacialen (Litorina-) Senkung in die Zeit nach dem Beginne der atlantischen Periode fiel, in welcher Periode auch wenigstens die Hälfte der postglacialen Hebung stattfand.

Auf Grund der Feststellung des relativen Alters der einzelnen Pflanzenreste einschliessenden Schichten Schwedens bestimmt Sernander die Zeit der Einwanderung derjenigen Arten, deren Reste in diesen gefunden wurden, nach Skandinavien oder einzelnen seiner Teile sowie ihrer Ausbreitung in diesen Gebieten. Am ausführlichsten behandelt er in dieser Hinsicht die Fichte und die Gewächse der Insel Gotland; die Zeit der Einwanderung und Ausbreitung derjenigen Arten Gotlands, von denen keine fossilen Reste gefunden wurden, lässt er, wie bereits gesagt wurde, meist unerörtert. Dagegen untersucht er eingehend die gegenwärtige Entwicklung der Verbände, in welchen die Arten, deren fossile Reste aufgefunden wurden, auftreten, vorzüglich um festzustellen, in welcher Weise sich diese Arten einst über Skandinavien oder einzelne seiner Teile ausgebreitet und an ihren früheren und gegenwärtigen dortigen Wohnplätzen angesiedelt haben. Am ausführlichsten hat er in dieser Hinsicht die Fichte behandelt. Aber auch Verbände, deren Arten nicht fossil aufgefunden wurden, vorzüglich solche der arktischen Gruppe, hat Sernander untersucht; er ist hierbei wie auch durch paläontologisch-stratigraphische Untersuchungen zu der Ansicht gelangt, dass sich viele arktische Arten lange nach ihrer Einwanderung, wahrscheinlich in zwei verschiedenen Zeitabschnitten, von neuem ausgebreitet haben.

Fast ausschliesslich durch Untersuchung jüngerer, nach der Klimax der kalten Periode gebildeter pflanzliche Reste einschliessender Ablagerungen sucht G. ANDERSSON[13]) zu einem Verständnis der Entwicklung der Flora und Pflanzendecke Skandinaviens, vorzüglich Schwedens, zu gelangen. Er glaubt hierbei zu erkennen, dass, wenn auch einige Abschnitte der seit der Klimax der Eisbedeckung verflossenen Zeit durch gleichzeitige Einwanderung einer grösseren Anzahl Arten ausgezeichnet seien, die Einwanderung der Hauptmasse der Arten sich jedoch gleichmässig über diese Zeit verteile und nicht in mehreren scharf von einander geschiedenen trockenen und feuchten Perioden, wie dies BLYTT und SERNANDER behaupten, vor sich gegangen sei. Ein Wechsel trockener und feuchter Perioden habe seit der Eiszeit nicht stattgefunden, der von BLYTT und SERNANDER beschriebene Wechsel von Torf- und Wurzelstockschichten in den Mooren könne nicht durch eine solche Annahme erklärt werden, sondern habe rein lokale Ursachen; noch gegenwärtig vollzöge sich vielfach ein solcher Wechsel, indem Wälder durch Versumpfung zu Grunde gingen, und umgekehrt Moore austrockneten und sich mit Wald bedeckten. Nach ANDERSSON's Ansicht hat die Wärme seit der Zeit der grössten Eisausdehnung — er nimmt nur eine einmalige Vereisung Skandinaviens an — ununterbrochen und gleichmässig zugenommen, bis sie während des Hochstandes des postglacialen Meeres, in welcher Zeit durch das Eindringen wärmeren Wassers aus dem atlantischen Ozeane in das Kattegat und die Ostsee auch die Niederschläge sowohl im westlichen Skandinavien wie vorzüglich im Ostseegebiete, welches lokal stärker erwärmt wurde, erhöht waren, bedeutend grösser als gegenwärtig war; damals wanderte die Ilex-Flora ein. Einige Zeit nach Beginn der sich an die postglaciale Senkung anschliessenden Hebung begann die Wärme wieder abzunehmen; diese Abnahme hält noch in der Gegenwart an. Wie während der postglacialen Senkung die Niederschläge im Ostseegebiete lokal erhöht waren, so waren sie vorher während der Ancylushebung dort lokal vermindert; dadurch wurde die Einwanderung der Altai-Flora ARESCHOUG's in die Ostseegegenden veranlasst. Eine allgemeine Verminderung der Niederschläge hat damals nicht stattgefunden.

Ich selbst habe bereits zweimal die Entwicklung der Flora und Pflanzendecke des südöstlichen Teiles der skandinavischen Halbinsel

bis zum 61. Breitenkreise nach Norden und zur schwedischen Westgrenze nach Westen sowie der diesem benachbarten schwedischen Inseln, welche Gegenden ich zu dem von mir als Mitteleuropa bezeichneten Gebiete[14]) rechne, kurz behandelt.[15]) Ich suchte die Frage nach der Entwicklung der Flora und Pflanzendecke sowohl dieser Gegenden wie Mitteleuropas überhaupt durch Untersuchung der Anpassung der jene zusammensetzenden biologischen Formen[16]) an die unbelebte wie die belebte Natur und mit Hülfe der aus der Quartärperiode bekannten geologischen und paläontologischen Thatsachen zu beantworten. Ich erkannte bei meinen Untersuchungen, dass sehr zahlreiche der biologischen Formen der spontanen Phanerogamenflora Mitteleuropas, und damit derjenigen des von mir zu diesem gerechneten Teiles Skandinaviens, sich nach ihrer Anpassung an das Klima in vier von einander abweichende Gruppen zusammenfassen lassen und dass die Anpassung jeder der übrigen Formen zwar vollständig oder fast vollständig diejenige mehrerer oder aller dieser vier Gruppen umfasst, dass sich aber die einzelnen oft sehr selbständigen Individuengruppen der meisten dieser Formen recht bequem in mehrere Reihen zusammenfassen lassen, deren jede in ihrer Anpassung fast oder vollständig je einer der vier Gruppen entspricht, sodass man also die Gesamtmasse der mitteleuropäischen Phanerogamen in vier klimatische Gruppen anordnen kann. Weiter erkannte ich, und zwar vorzüglich durch Untersuchung der lebenden Pflanzenwelt, dass die Einwanderung dieser vier Gruppen nach Mitteleuropa, also die Entwicklung der Flora dieses Landes, fast ganz in drei klimatisch von einander abweichenden Perioden vor sich gegangen ist — nur wenige Formen sind vor Beginn der ersten dieser Perioden oder nach Ausgang der letzten eingewandert —, und dass auf die letzte dieser Perioden noch zwei kürzere Zeitabschnitte mit ungleichem Klima, an deren letzten sich die Jetztzeit anschloss, gefolgt sind, in denen — einschliesslich der Jetztzeit — wohl nur wenige Formen nach Mitteleuropa, und fast nur in dessen Grenzgebiete im Osten und Westen, eingewandert sind, sich aber die in den vorhergehenden Perioden eingewanderten Gewächse ihre heutige Verbreitung erworben haben, in denen die Pflanzendecke also ihre endgültige Ausbildung, soweit diese spontan ist, erhalten hat. Im Verlaufe der ersten Periode der Einwanderung nahm die Temperatur dermassen

ab, dass Formen der ersten der drei von mir in der ersten Gruppe[17]) unterschiedenen Untergruppen,[18]) deren Glieder vorzüglich in den Hochgebirgen oberhalb der Baumgrenze oder an waldfreien Oertlichkeiten der höheren Teile der Waldregion oder im höheren Norden an waldfreien Oertlichkeiten leben, durch ganz Mitteleuropa hindurch schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen zu wandern vermochten und dass sich der skandinavische Anteil Mitteleuropas wahrscheinlich fast ganz mit ewigem Eise und Schnee bedeckte, so dass in ihm nur an wenigen Stellen höhere Gewächse wachsen konnten. Es sind also auch die heute in ihm lebenden Formen der ersten Gruppe zum weitaus grössten Teile erst im letzten Abschnitte der Periode nach deren Klimax eingewandert. An diese kalte Periode, welche ich mit der vierten Eiszeit Geikie's identifizierte, schloss sich eine durch während ihrer Klimax extrem kontinentales Klima ausgezeichnete Periode an, in deren beiden kühleren Abschnitten, vorzüglich im ersten derselben, die Formen der dritten Gruppe,[19]) in deren extremstem Abschnitte die meisten Formen der zweiten[20]) Gruppe — die übrigen wanderten in den beiden anderen Abschnitten ein — eingewandert sind. Während der heisseren Zeit dieser Periode waren das Ostseebecken und der grösste Teil des Nordseebeckens nicht vom Meere bedeckt, sondern trugen nur einige Landseen und wurden von einer Anzahl diese verbindender Ströme durchflossen, sodass schrittweise Wanderungen aus den im Osten und Süden an die Ostsee sowie aus den im Süden und Westen an die Nordsee grenzenden Ländern nach der skandinavischen Halbinsel und den benachbarten Inseln stattfinden konnten. Auf diese Periode folgte eine Periode, deren Sommerklima während ihrer Klimax viel kühler und feuchter als dasjenige der Gegenwart war; in dieser sind wahrscheinlich die meisten Formen der vierten Gruppe[21]) eingewandert. Im Verlaufe dieser Periode starben aber auch zahlreiche der Einwanderer der vorausgehenden Periode ganz oder doch auf weiten Strecken wieder aus. In ihr sowohl wie in der heissen Periode wurden viele der Einwanderer der kalten Periode vollständig oder fast vollständig vernichtet. Manche der Formen dieser Gruppe wurden in beiden Perioden oder in einer, vorzüglich in der heissen, stellenweise durch das veränderte Klima derartig beeinflusst, dass sie vollständig ihren Charakter änderten und denjenigen der

Einwanderer der betreffenden Periode annahmen. Auf die kühle Periode folgte eine zweite heisse Periode, deren Klima aber nicht entfernt einen so kontinentalen Charakter wie dasjenige der ersten heissen Periode annahm. Während dieser Periode wanderten wohl nur wenige dort noch nicht wachsende Formen nach Mitteleuropa, und zwar wahrscheinlich fast nur in die Grenzländer des Südostens, ein; damals vergrösserten sich aber die während der kühlen Periode sehr verkleinerten Gebiete der bereits in der ersten heissen Periode eingewanderten Formen wieder bedeutend und zahlreiche der Einwanderer der kühlen Periode starben vollständig oder wenigstens strichweise aus. Auf diese zweite heisse Periode folgte eine zweite kühle Periode. Sie war bedeutend kürzer als die erste und ihre Sommer waren wesentlich wärmer als diejenigen dieser. Wohl auch in dieser Periode wanderten nur wenige Formen nach Mitteleuropa ein, welche hier noch nicht vorkamen; dagegen breiteten sich die in der ersten kühlen Periode eingewanderten, während der zweiten heissen Periode in ihrer Verbreitung mehr oder weniger beschränkten Formen von neuem aus. Die zweite kühle Periode ging durch Zunahme der Sommerwärme und Winterkälte sowie Abnahme der Niederschläge in die Jetztzeit über, in welcher wohl nur sehr wenige bis dahin Mitteleuropa fremde Formen spontan in dieses eingewandert sind, in welcher aber zahlreiche der in früheren Perioden, vorzüglich in der ersten heissen Periode, eingewanderten Formen ihr Gebiet, wenn auch meist nur unbedeutend, erweitern.

Ich bin somit im wesentlichen zu denselben Ansichten über die Entwicklung der skandinavischen Flora und Pflanzendecke wie Blytt gelangt, welche von denjenigen Andersson's durchaus abweichen. Die Ursache der vollständigen Verschiedenheit der Ansichten bildet nicht die Verschiedenheit der Untersuchungsmethoden, sondern vielmehr der Umstand, dass Andersson von vornherein die Ansichten Blytt's über den Aufbau der Moore für unrichtig hielt und den Wechsel von Torf- und Wurzelstockschichten in diesen nicht für ein allgemeines Phänomen ansah, sondern auf rein lokale Ursachen zurückzuführen suchte. Er würde sonst ebenso wie Sernander, der ja auch die Entwicklung der Flora und Pflanzendecke im wesentlichen auf Grund paläontologisch-stratigraphischer Thatsachen beurteilt, zu der Erkenntnis gelangt sein,

dass seit der letzten Vereisung Skandinaviens mehrere Perioden mit verschiedenem Klima aufeinander gefolgt sind. Freilich wäre er bei seiner fast ausschliesslichen Berücksichtigung der paläontologisch-stratigraphischen Thatsachen zu einem vollständigen Verständnisse der Entwicklung der heutigen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens auch dann nicht gelangt; ein solches lässt sich nur gewinnen, wenn gleichzeitig auch die biologischen Verhältnisse der Formen, welche die Flora zusammensetzen, berücksichtigt werden.[22]) Nicht einmal die Zeit derjenigen Einwanderung der einzelnen Formen, welche zu ihrer bis zur Gegenwart dauernden Ansiedlung führte, lässt sich mit Hülfe der paläontologisch-stratigraphischen Methode beurteilen. Denn nur von wenigen Arten sind bisher fossile Reste gefunden worden, von der Mehrzahl haben sich überhaupt keine Reste erhalten. Auch bei den wenigen Arten, deren Reste gefunden wurden, lässt sich ausschliesslich auf Grund dieser Beobachtung etwas Bestimmtes über die Zeit ihrer dauernden Ansiedlung nicht behaupten. Denn nichts beweist, dass sie in dem Zeitabschnitte, aus welchem ihre ältesten bekannten Reste stammen, zuerst eingewandert sind und dass sie sich seit jenem dauernd bis zur Gegenwart im Lande erhalten haben. Selbst wenn aus allen Zeitabschnitten ohne Unterbrechung von jenem ab, in dessen Ablagerungen ihre ersten Reste gefunden wurden, bis zur Gegenwart Ablagerungen vorhanden wären, welche Reste jener Arten enthielten, liesse sich das letzte nicht behaupten. Zur Beantwortung der Frage, wann[23]) sich eine Form dauernd in einem Lande angesiedelt hat, bedarf es durchaus einer eingehenden Berücksichtigung der Anpassung dieser Form an die belebte wie die unbelebte Natur. Schon diese allein wird in vielen Fällen für Mitteleuropa und Skandinavien, wenn ausserdem die übrigen Phanerogamen und die Entwicklung der physikalisch-geographischen Verhältnisse dieser Länder[24]) berücksichtigt werden, zum Ziele führen; in manchen anderen Fällen wird sie jedoch zu ganz unrichtigen Anschauungen führen, so z. B. bei der Beurteilung der Einwanderung der Fichte nach Skandinavien und deren Ausbreitung in diesem Lande. Nach der Art der Verbreitung und den übrigen biologischen Verhältnissen der Fichte kann man vermuten, dass dieser Baum bereits im Verlaufe der langen kalten Periode nach Skandinavien gelangt ist, während seine Einwanderung in dieses Land,

wie sich auf Grund paläontologisch-stratigraphischer Thatsachen sehr wahrscheinlich machen lässt, erst in einen bedeutend späteren Zeitabschnitt fällt. Ganz und garnichts lässt sich natürlich mit Hülfe der paläontologisch-stratigraphischen Methode über die Herkunft der Formen sowie die Art und Weise ihrer Einwanderung aussagen. Beides lässt sich nur durch biologische Untersuchungen feststellen. Beide Fragen hat auch Blytt nur sehr unvollkommen und fehlerhaft beantworten können, da er keine eingehenden Untersuchungen zu diesem Zwecke angestellt hat. Wenn er dies gethan hätte, so würde er auch die Zeit der Einwanderung zahlreicher Formen Norwegens, vorzüglich der subborealen Formengruppe, richtiger beurteilt haben. Bei manchen anderen Formen vermag ich deshalb seine Ansicht über ihre Einwanderungszeit nicht zu teilen, weil ich die klimatische Anpassung dieser Formen anders als er beurteile.

B.
Die Entwicklungsgeschichte der gegenwärtigen phanerogamen Flora und Pflanzendecke Skandinaviens.

Nachdem ich im Vorstehenden eine kurze Darstellung der Hauptresultate der wichtigeren der Versuche, welche bisher gemacht wurden, um die Entwicklung der Flora und Pflanzendecke Skandinaviens oder einzelner seiner Teile zu erklären, gegeben habe, will ich im Folgenden versuchen, meine mit Hülfe der eingangs beschriebenen Untersuchungsmethode gewonnenen Ansichten über die Entwicklung der Flora und Pflanzendecke des ganzen skandinavischen Gebietes ausführlich darzulegen.

I. Die Formen der ersten Gruppe.[1]

1.

In meiner vorhin erwähnten Abhandlung über die Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke Mitteleuropas nördlich der Alpen habe ich[2] darauf hingewiesen, dass in zahlreichen recht niedrigen, zum Teil durch sehr warmes Sommerklima ausgezeichneten Gegenden Mitteleuropas Arten[3] wachsen, welche dort entweder sich

vollständig wie Formen der zweiten oder dritten Gruppe[4]) verhalten[5]) oder nur dadurch von diesen abweichen, dass sie ausschliesslich oder hauptsächlich die kältesten — aber immerhin noch recht warmen — und am schwächsten mit Phanerogamen bewachsenen Oertlichkeiten, vorzüglich steile gegen Norden, Nordwesten und Nordosten gerichtete Felshänge und Geröllhalden[6]) oder Felsboden, welcher für die meisten Arten giftige Stoffe, vorzüglich Kupfer oder Zink, enthält, also hauptsächlich Halden oder Pochsandabsätze von Kupfer- oder Zink-Bergwerken und -Hütten,[7]) bewohnen, welche in diese Gegenden aber nur von Oertlichkeiten, an denen ein viel kälteres Sommerklima als in jenen herrscht, und somit an ein solches Klima angepasst, eingewandert sein können und sich ihre jetzige Anpassung an höhere Sommerwärme erst an ihren gegenwärtigen Wohnstätten oder an benachbarten Oertlichkeiten, von denen sie erst später nach jenen übergesiedelt sind, während sie an ihnen zu Grunde gingen, erworben haben können, wie sich sofort aus ihrer Verbreitung im Allgemeinen, welche bei manchen fast vollständig auf Gegenden, deren Sommerklima viel kälter als dasjenige der erwähnten mitteleuropäischen Wohnstätten dieser Arten mit warmem Klima ist, beschränkt ist,[8]) und derjenigen in niedrigen, warmen Lagen im Besonderen, welche bei allen durchaus von der Verbreitung derjenigen Elemente der Flora, welche bereits bei ihrer Einwanderung nach Mitteleuropa eine Anpassung an höhere Wärme besassen, also der Formen der zweiten, dritten und vierten Gruppe, sowie auch derjenigen der zweiten Untergruppe der ersten Gruppe, abweicht, erkennen lässt. Eine solche Einwanderung kann aber nur während eines Zeitabschnittes vor sich gegangen sein, dessen Sommerklima bedeutend kälter als dasjenige der Jetztzeit war, ganz gleich, ob sie schrittweise oder schrittweise und in kleineren Sprüngen oder vorzüglich in kleineren und grösseren Sprüngen[9]) erfolgte. Wenn die Einwanderung schrittweise oder schrittweise und in kleineren Sprüngen[10]) vor sich ging, so müssen ausgedehnte zusammenhängende Landstreifen zwischen den Ausgangspunkten der Wanderung — dem höheren Norden sowie den Hochgebirgen südlich von Mitteleuropa — und den heutigen Wohnstätten in niedriger Lage, welche zum Teil im centralen Deutschland gelegen sind,[11]) somit vom nördlichen Skandinavien bis zu den Alpen, vorhanden gewesen sein, deren Klima überall, wenigstens hinsichtlich

der Sommerwärme, ungefähr demjenigen der Ausgangspunkte der Wanderung glich [12]) oder sogar kälter als dasjenige eines grossen Teiles dieser war. Denn nur in diesem Falle würden die ursprüngliche Vegetation dieser Striche, vorzüglich die dichten Bestände der Bäume, Sträucher und höheren Kräuter, von denen doch zahlreiche, z. B. die Fichte (*Picea Abies (L.)*), mit einer recht geringen sommerlichen Wärme und recht kurzen Vegetationszeit auszukommen im Stande sind, soweit geschwächt und vernichtet worden sein, dass die Keime der wandernden an kaltes Klima angepassten Formen, welche meist sehr lichtbedürftig sind, sich fast überall auf den Strichen zu normalen Pflanzen hätten entwickeln können und dass auch diese nicht durch Beschattung oder direkten Mitbewerb von jenen vernichtet worden wären; und wohl nur in diesem Falle würden die Keime der wandernden Formen überhaupt erst im stande gewesen sein, fast überall auf den von diesen durchwanderten Gebieten aufzugehen und zu normalen, sich fortpflanzenden Individuen heranzuwachsen, selbst wenn die Gebiete ganz vegetationslos gewesen wären, zumal deren Böden auf recht weiten Strecken wesentlich von denjenigen abweichen, welche von vielen der Formen auch in Gegenden mit kaltem Klima ausschliesslich oder vorzüglich bewohnt werden, also für diese selbst unter solchem Klima wenig geeignet zu sein scheinen. Auch noch etwas anderes weist meines Erachtens mit Bestimmtheit darauf hin, dass die Sommerwärme eine bedeutende Abnahme erfahren hatte, als die Wanderung dieser Elemente stattfand. Zahlreiche der behandelten Formen oder ähnlich wie sie angepasste lassen nämlich selbst in von ihren Ursprungsstellen klimatisch nicht sehr bedeutend abweichenden Strichen keine Spur einer Ausbreitung erkennen, obwohl ihre Keime zweifellos oder höchst wahrscheinlich alljährlich in grosser Anzahl im entwicklungsfähigen Zustande nach an ihre Wohnstätten angrenzenden Oertlichkeiten gelangen, deren Klima und Pflanzendecke nicht von denjenigen ihrer Wohnstätten in für sie ungünstiger Weise abweichen, und deren Bodenverhältnisse entweder denjenigen ihrer angrenzenden Wohnstätten entsprechen oder zwar von diesen mehr oder weniger abweichen, aber wie das Vorkommen der Formen auf demselben Boden in klimatisch nicht mehr begünstigten Gegenden zeigt, durchaus ihren Bedürfnissen genügen.[13]) Es besitzt also bei diesen Formen in diesen Gegenden

jede Individuengruppe ausser der allgemeinen Anpassung ihrer Form an Klima, Boden und Organismenwelt noch eine ihr ganz allein zukommende.[14]) Diese Anpassung haben sich die Individuengruppen offenbar in für sie klimatisch ungünstigen — heissen und trockenen — Zeitabschnitten erworben; dieser Erwerb sicherte ihnen damals wahrscheinlich meist allein die Weiterexistenz. Wie gegenwärtig, so haben ohne Zweifel die einzelnen Individuengruppen zahlreicher Formen auch in dem ihrer Einwanderung unmittelbar vorausgehenden Zeitabschnitte, und zwar bis in die höchsten Hochgebirgsregionen und den höchsten Norden hinauf, ihre besondere Anpassung besessen, denn der Periode der Einwanderung dieser Formen ging, wie wir sogleich hören werden, eine durch für sie sehr ungünstiges, heisses und trockenes Klima ausgezeichnete Periode voraus. Die damals von ihnen erworbenen Eigenschaften, welche eine weitere Ausbreitung vollständig unmöglich machen oder doch sehr verlangsamen, können während ihrer Einwanderung nicht mehr vorhanden gewesen sein, sie müssen zu dieser Zeit entweder vollständig verschwunden oder wenigstens latent geworden sein. Dies kann wohl nur dadurch, dass der Charakter des Klimas der Ausgangsstellen der Wanderung und Mitteleuropas sich soweit wie dies überhaupt möglich ist[15]) demjenigen des Klimas der Ursprungsstellen der Formen näherte, erzielt worden sein. Man könnte nun allerdings behaupten, dass das Verhalten dieser Formen in den niederen Hochgebirgsregionen, wie z. B. in der soeben erwähnten Schneegrube des Riesengebirges, für die Beurteilung der Ausbreitungsbedingungen der Formen der ersten Gruppe gar nicht in Frage käme, dass die Individuen jener Regionen sowie der noch tiefer gelegenen, wärmeren Oertlichkeiten sich in einer kalten Periode ebensowenig wie in der Jetztzeit auszubreiten im stande sein würden, dass die Einwanderung vielmehr nur von solchen Individuengruppen ausgegangen sei, welche noch in Klimaten lebten, die demjenigen der Heimat der Formen vollständig oder fast vollständig entsprachen, und wo sie sich keine spezialisierte Anpassung erworben hatten,[16]) und dass, um diese zur Ausbreitung zu veranlassen, vor allem eine Vernichtung der kräftigeren Konkurrenten notwendig gewesen sei, die ja allerdings auch eine bedeutende Temperaturdepression voraussetze, dass letztere aber für das Zustandekommen der Ausbreitung direkt nur geringe Bedeutung besessen habe.

Wohl noch bedeutender müsste die Depression der sommerlichen Wärme gewesen sein, wenn die Einwanderung der einzelnen dieser Formen nur in einem oder in wenigen Sprüngen erfolgte. Denn in diesem Falle könnten bei den meisten Formen während der ganzen Dauer der Wanderung von einer zur anderen weit entfernten Wohnstätte oder, falls keine Zwischenstationen vorhanden waren, von dem Ausgangspunkte der Wanderung nach der oder den heutigen Wohnstätten, selbst wenn Vögel, welche als fast alleinige Vermittler dieser Art der Keimausbreitung angesehen werden müssen, häufig zwischen diesen Oertlichkeiten verkehrten, nur ganz vereinzelte Keime, vielfach wohl nur ein einziger, übertragen worden sein. Es ist wohl sicher, dass nur bei einer sehr unbedeutenden Anzahl Formen diese wenigen Keime oder dieser einzige Keim sich entwickelt haben und zu normalen Individuen, welche sich fortpflanzen und zu Stammpflanzen von allen Einwirkungen der belebten wie der unbelebten Natur siegreich widerstehenden Individuengruppen werden konnten, herangewachsen sein würden, wenn nicht das Klima für diese Formen zur Zeit ihrer Ausbreitung ausserordentlich günstig gewesen wäre.

In welcher Weise nun die Wanderung unserer Formen vor sich gegangen ist, lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen; wahrscheinlich sind die meisten Formen schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen gewandert. Manche können sogar nur in dieser Weise gewandert sein, denn ihre Keime besitzen keine besonderen Einrichtungen für einen Transport durch Tiere und den Wind, und sind zu gross und schwer, um ohne diese vom Winde weit fortgeführt zu werden oder um sich durch nasse, zähe Bodenmasse an den Körper von Tieren, vorzüglich von Vögeln, so fest anzuheften, dass sie von diesen über weite Strecken fortgetragen werden können. Bei manchen Formen[17]) mit leichteren, aber keinem Ausbreitungsagens besonders angepassten Keimen spricht die bedeutende Verbreitung, welche sie ehemals in ausgedehnten Gebieten auf trockenem Felsboden besessen haben müssen, dafür, dass ihre Ausbreitung wenigstens strichweise vorzüglich schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen erfolgte.

Es lässt sich somit mit Bestimmtheit behaupten, dass zur Zeit, als diese Formen nach ihren Wohnstätten in niederen, warmen Strichen Mitteleuropas einwanderten, in diesem Lande ein so kaltes Sommer-

klima herrschte, dass in ihm sämtliche Formen der zweiten, dritten und vierten Gruppe sowie alle ähnlich an das Klima angepassten, gegenwärtig in Mitteleuropa nicht mehr wachsenden Gewächse zu Grunde gingen und auch die Formen der zweiten Untergruppe der ersten Gruppe oder ähnlich an das Klima angepasste Gewächse nur eine unbedeutende Verbreitung besassen, und vor allem, dass damals ausgedehnte zusammenhängende Striche auch der niedrigsten und gegenwärtig wärmsten Gegenden Mitteleuropas entweder vollständig waldlos waren oder nur noch unbedeutende Waldbestände trugen. Die Formen der drei letzten Gruppen können also erst nach Ausgang dieses kalten Zeitabschnittes eingewandert sein; die Formen der ersten Gruppe leben also von unseren phanerogamischen Gewächsen am längsten dauernd[18]) in Mitteleuropa, sind somit die ältesten Glieder unserer heutigen Flora.

2.

Wir kennen mehr als eine Periode aus dem letzten Abschnitte der Erdgeschichte, der Quartärzeit, in welcher in Mitteleuropa ein Klima herrschte, wie es nach meiner im Vorstehenden begründeten Ansicht während der Einwanderung der behandelten Formen nach ihren mitteleuropäischen Wohnstätten geherrscht haben muss. Bis vor wenigen Jahren galt fast allgemein als die letzte dieser kalten, durch dauernde Eisbedeckung weiter Gebiete ausgezeichneten Perioden die dritte nach der Zählung von Penck und Geikie;[19]) in dieser sollten im Alpenvorlande von der Eisdecke der Alpen die Grund- und Endmoränen der inneren Moränenzone oder der unverletzten Moränenlandschaft und von ihren Schmelzwässern die fluvioglacialen Schotter der Niederterrasse, in Norddeutschland von der nordischen, von den Hochgebirgen der skandinavischen Halbinsel ausgehenden Eisdecke und ihren Schmelzwässern das sogen. obere Diluvium[20]) abgelagert worden sein. Neuerdings hat nun aber Geikie[21]) das Vorhandensein einer vierten, noch jüngeren Periode ausgedehnter Vereisung nachzuweisen versucht, während welcher sich auf dem europäischen Kontinente die äusseren oder älteren der sogen. postglacialen Moränen des Alpengebietes, die oberen Lagen des oberen Geschiebelehmes oder Geschiebemergels bis zur sogen. baltischen Endmoräne der südlichen

Küstenländer der Ostsee — und diese Endmoräne — und weiter im Norden die oberen Lagen der oberen Grundmoränen bis zur Endmoräne des südlichen Norwegens, des mittleren Schwedens sowie Finnlands — und diese Endmoräne — gebildet haben sollen.[22]) Auch de Geer, welcher[23]) im Gegensatze zu manchen anderen skandinavischen Geologen[24]) mehrere, durch längere Zeiträume mit mildem Klima, in welchen das Eis wohl wenigstens auf seinen heutigen Umfang zurückging,[25]) getrennte Perioden[26]) der Vereisung Skandinaviens annimmt, erklärt es für sehr wahrscheinlich, dass die nordische Inlandeisdecke der letzten von diesen Vereisungsperioden zur Zeit ihrer grössten Ausdehnung sich nur bis zu der — von ihr aufgehäuften — Endmoräne Südnorwegens, Mittelschwedens, der südbaltischen Küstenländer und Finnlands ausgedehnt habe und dass der obere Geschiebelehm Norddeutschlands südlich von dieser Endmoräne ein Gebilde einer älteren, doch nicht der ältesten, Vereisungsperiode sei.[27])

Der Ansicht Geikie's[28]) bezüglich des Vorhandenseins einer vierten Eiszeit ist jedoch von verschiedenen Seiten widersprochen worden, in erster Linie von Keilhack.[29]) Dieser wies darauf hin, „dass der oberste Geschiebemergel nördlich und südlich von der [baltischen] Endmoräne identisch sind, dass sie einer Eiszeit angehören, und dass man in der Endmoräne nicht den äussersten Rand, sondern nur eine Rückzugsetappe der für diese Gegenden letzten Eiszeit zu erblicken hat“,[30]) wie dies in Deutschland bisher auch allgemein geschehen ist.[31]) Keilhack wies weiter darauf hin, dass die baltische Endmoräne und die äusseren postglacialen Moränen der Alpen gar nicht als gleichzeitige Gebilde angesehen werden könnten; denn während die Eisdecke, welche die baltische Endmoräne bildete, derjenigen, welche den oberen Geschiebelehm südlich von dieser ablagerte sowie denjenigen, welche die älteren norddeutschen Moränen ablagerten, in Grösse nur wenig nachgestanden haben könnte, müssten die Eisströme der Alpen, deren Moränen die äusseren der postglacialen Moränen sind, bedeutend an Ausdehnung hinter denjenigen, welche die unverletzten inneren Moränen, und denjenigen, welche die älteren Moränen des Alpenvorlandes aufhäuften, zurückgestanden haben. Keilhack glaubt, dass den Gletschern, welche die äusseren der postglacialen alpinen Moränen, die er als

Gebilde einer besonderen kalten Periode anzusehen scheint,[32]) ablagerten, die Thalgletscher Schottlands und die Thalgletscher Norwegens[33]) entsprechen, dass aber Norddeutschland, als diese Eismassen bestanden, nicht mehr von Inlandeis bedeckt war. Meines Erachtens können in dieser Periode der Thalgletscher der Alpen, Schottlands und Skandinaviens die vorhin besprochenen Wanderungen von Formen der ersten Gruppe nach ihren mitteleuropäischen Wohnstätten in niedriger Lage nicht stattgefunden haben, denn die Depression der Wärme kann meines Erachtens damals nicht so bedeutend gewesen sein,[34]) dass weite Striche Mitteleuropas ein Klima besassen, das wenigstens hinsichtlich der Wärmemenge und ihrer Verteilung über die Jahreszeiten demjenigen, welches gegenwärtig in den Hochgebirgsregionen der europäischen Hochgebirge oder in der arktischen Zone herrscht, glich oder doch sehr ähnlich war, und dadurch ihre bisherige Vegetation, vorzüglich ihre Baumbestände, fast vollständig einbüssten. Die Wanderungen können nur in einer bedeutend kälteren Periode, also in der vorausgehenden dritten Eiszeit PENCK's, stattgefunden haben. Während ich dies früher[35]) annahm, glaubte ich später daran zweifeln zu müssen,[36]) da ich mir auf Grund der Angaben einiger oberrheinischer Geologen[37]) die Ansicht gebildet hatte, dass auf die dritte kalte Periode[38]) derjenige Zeitabschnitt gefolgt sei, in welchem sich der jüngere Löss der oberrheinischen Geologen, dessen Mächtigkeit im Gebiete des Oberrheines durchschnittlich 3—4 m beträgt,[39]) im östlicheren Teile Europas bis Nordfrankreich und Belgien nach Westen ablagerte und Charaktertiere der heutigen Steppen Osteuropas und Asiens nicht nur in Mitteleuropa, sondern noch an der französischen Ozeanküste, in Belgien und Südengland lebten. In dieser Periode, während deren Klimax das Klima einen ungemein kontinentalen Charakter besessen haben muss, während der nicht nur die Niederschläge sehr gering, sondern auch die Wärme einiger Monate des Jahres sehr bedeutend gewesen sein müssen, hätten sich meines Erachtens die besprochenen Formen der ersten Gruppe an ihren mitteleuropäischen Wohnstätten in niedriger, warmer Lage nicht erhalten können oder sie würden, falls es ihnen doch geglückt wäre, eine derartige Umstimmung ihres Wesens erfahren, sich derartig an das veränderte Klima der heissen Periode angepasst haben, dass sie sich in deren Verlaufe nach Ausgang des heissesten

Abschnittes von ihren heutigen Wohnplätzen weit ausgebreitet hätten und, da bedeutende, wenn auch nur kurzdauernde sommerliche Wärme und bedeutende Trockenheit für sie eine Lebensbedingung geworden wären, später in der durch geringe sommerliche Wärme und bedeutende Niederschläge ausgezeichneten ersten kühlen Periode, welche im folgenden eingehend betrachtet werden wird, wie die empfindlicheren von denjenigen Formen, welche in einem vorausgehenden heissen Zeitabschnitte — dieser würde dann als identisch mit der Periode der Ablagerung des jüngeren Lösses angesehen werden müssen — eingewandert waren, weit ausgestorben wären und sich nur in den günstigsten, wärmsten und trockensten Strichen erhalten hätten, während sie gegenwärtig zum Teil gerade in Gegenden und vorzüglich an Stellen vorkommen, wo Einwanderer der heissen Periode nur in geringer Anzahl wachsen und sich zum Teil erst in einem heissen Zeitabschnitte nach der ersten kühlen Periode angesiedelt haben. Ich glaubte infolgedessen die Wanderungen in eine vierte, in die Zeit nach der Ablagerung des jüngeren Lösses fallende kalte Periode verlegen zu müssen, und nahm trotz des Widerspruches Keilhack's, wenn auch nicht ohne Bedenken, an, dass die Eisbedeckung Europas damals den von Geikie behaupteten Umfang besessen habe, die nordische Eisdecke sich also nur bis zur baltischen Endmoräne nach Süden ausgedehnt habe und die Gletscher der Alpen nicht aus den Thälern in das Vorland hinausgetreten seien.[40]) Es scheint nun aber die Ansicht der genannten rheinischen Geologen über die Stellung des oberen Lösses zu den übrigen Ablagerungen der Quartärperiode auf einem Irrtume zu beruhen, die von ihnen der dritten Eiszeit[41]) zugerechneten Gebilde scheinen nicht dieser, sondern einer in die Zeit vor dieser, aber nach der zweiten Eiszeit fallenden kalten Periode[42]) anzugehören, in welcher wohl auch ein Teil der Moränen der äusseren Moränenzone des Alpenvorlandes sowie die unteren Lagen des norddeutschen oberen Geschiebelehmes abgelagert wurden; und es scheint die alte Ansicht,[43]) dass die Moränen und die fluvioglacialen Ablagerungen — die sogen. Niederterrasse — der dritten Eiszeit[44]) nicht von Löss bedeckt, also nach dessen Ablagerung gebildet sind, durchaus zu Recht zu bestehen. Es ist somit für mich kein Grund mehr für die Annahme einer vierten bedeutenden kalten Periode vorhanden. Die besprochenen Wanderungen der Formen

der ersten Untergruppe der ersten Gruppe müssen also, wie bereits gesagt wurde, in der dritten kalten Periode[45]) stattgefunden haben. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass in dieser Periode, in welcher so ausgedehnte Gebiete Nord- und Mitteleuropas mit dauerndem Eise und Schnee bedeckt waren, ein Klima geherrscht hat, wie wir es vorher als notwendig für das Zustandekommen der besprochenen Wanderungen der Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe hingestellt haben.[46]) Aber nicht nur in den niederen, sondern auch in den höheren Gegenden Mitteleuropas haben sich erst in dieser Periode Formen der ersten Untergruppe dauernd angesiedelt; während der Periode der Ablagerung des jüngeren Lösses waren sie ohne Zweifel aus Mitteleuropa vollständig verschwunden. Auch Formen der zweiten Untergruppe lebten damals wohl nur in sehr geringer Anzahl in Mitteleuropa, und zwar nur in dessen höheren Gebirgsgegenden. Die dritte kalte Periode[47]) kann also, wenn auch einige Formen der zweiten Untergruppe der ersten Gruppe sich schon vor ihrem Beginne in Mitteleuropa d a u e r n d angesiedelt haben, als der Anfang der Entwicklung der Flora Mitteleuropas betrachtet werden.

Nach der Ansicht von PENCK und GEIKIE, der auch KEILHACK beipflichtet, sind die äusseren postglacialen Moränen der Alpen nicht wie die baltischen, südnorwegischen und mittelschwedischen Endmoränen[48]) während des Rückzuges[49]) der Eisdecke der fünften Hauptvergletscherung, sondern während eines erneuten Vorrückens der Gletscher entstanden.[50]) Wie weit sich die Gletscher vorher verkleinert hatten, wird von diesen Forschern nicht gesagt; so viel lässt sich aber behaupten, dass sie nicht bis auf ihren heutigen Umfang zurückgegangen sein können. Denn ein solcher Rückgang setzt ein sehr warmes und trockenes Klima voraus und unter der Herrschaft eines solchen würden die meisten Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe, welche sich an Oertlichkeiten in niederer warmer Lage erhalten hatten, dort ohne Zweifel so empfindlich geworden sein, dass sie in dem Zeitabschnitte der erneuten Eisausdehnung, welcher wahrscheinlich zwar nicht durch sehr bedeutende Depression der Sommerwärme, wohl aber durch bedeutende Feuchtigkeit ausgezeichnet war, fast vollständig zu Grunde gegangen wären und wir heute nur noch sehr wenige von ihnen an solchen Stellen antreffen würden. Es kann

somit dieser Zeitabschnitt der erneuten Eisvergrösserung, auf den wir im nächsten Kapitel bei der Betrachtung der Verhältnisse Skandinaviens während der fünften kalten Periode näher eingehen werden, als Phase dieser Periode angesehen werden.

3.

Im Verlaufe des ersten Abschnittes der fünften kalten Periode bedeckte sich wohl ganz Skandinavien mit Ausnahme einer Anzahl seiner höheren Berggipfel mit einer Eismasse, welche von den Hochgebirgen der skandinavischen Halbinsel ausging, sich, wie vorhin gesagt wurde, allmählich nach Osten und Süden über die Grenzen des Landes hinaus ausdehnte und sich während der Klimax des Abschnittes bis weit nach Russland, Deutschland und Jütland hinein erstreckte. Die meisten der durch diese Eisdecke hindurchragenden Berggipfel waren wahrscheinlich mit Ausnahme steiler Felswände, an denen nur wenige Phanerogamen eine Wohnstätte finden konnten, mit ewigem Schnee bedeckt. Das skandinavische Gebiet besass somit zur Zeit der grössten Eisausdehnung während dieser Periode wohl nur eine ganz unbedeutende Phanerogamenflora.[51]) Diejenigen Formen der zweiten, dritten und vierten Gruppe sowie die ähnlich wie diese an das Klima angepassten Gewächse, welche sich seit Ausgang der vorausgehenden — vierten — kalten Periode in Skandinavien angesiedelt hatten und bei Beginn der fünften kalten Periode noch im Lande lebten, waren wohl schon bevor sich die Eisdecke über einen grösseren Teil der Halbinsel ausgebreitet hatte, aus Skandinavien verschwunden. Am längsten hielten sich hier Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe[52]) und ähnlich wie sie an das Klima angepasste Formen, doch starben auch von diesen die meisten während der Zeit der maximalen Eisausdehnung aus und es erhielten sich, wie soeben gesagt wurde, nur wenige Formen auf dem räumlich wohl nur sehr beschränkten Gebiete, welches stets schneefrei war oder während der Vegetationsperiode schneefrei wurde. Viele von den Formen der ersten Untergruppe übersprangen,[53]) als die Verhältnisse in den Küstenländern im Südosten und Süden der Ost- und Nordsee für sie geeignet wurden, diese Meere, siedelten sich in deren Küstenländern an und drangen aus diesen

weiter landeinwärts vor. Manche der Formen dieser Untergruppe wanderten auch oder sogar ausschliesslich, und zwar zum Teil schon frühzeitig, aus dem nördlichen Teile der Halbinsel schritt- und sprungweise nach Finnland, von wo sie im weiteren Verlaufe der Periode nach Süden und Südosten vordrangen, wo sie sich mit den dorthin aus Skandinavien über die Ostsee gelangten Elementen mischten. Ohne Zweifel gelang zahlreichen anderen Formen mit ähnlicher klimatischer Anpassung weder eine schrittweise noch eine sprungweise Auswanderung nach dem Süden und Südosten. Manche von diesen waren aus Nordamerika wohl erst bis nach Skandinavien vorgedrungen: diese verschwanden, soweit es ihnen nicht gelang, sich in Skandinavien selbst zu erhalten, damals wieder vollständig aus Europa.

Als später die Verhältnisse sich wieder günstiger gestalteten, als der Eisrand sich wieder nach Norden zurückzog, erfolgte eine Rückwanderung wohl der meisten[54]) der vorher ausgewanderten an kaltes Klima angepassten Gewächse nach Skandinavien, zu denen sich wahrscheinlich auch einige andere gesellten, welche vorher nicht in diesem Lande gelebt hatten und während der fünften kalten Periode aus den Hochgebirgen des südlicheren Europas oder aus dem nördlichen Asien in das südliche Vorland des Inlandeises vorgedrungen waren. Wahrscheinlich gelangten nach Skandinavien aus dem Süden schon viele an kaltes Klima angepasste Elemente, als die deutschen Küstenländer noch bis zur cimbrischen Halbinsel nach Westen mit Eis bedeckt waren; denn es ist sehr wahrscheinlich, dass zu der Zeit, als während einer Pause im Rückzuge des Eises die baltische Endmoräne aufgehäuft wurde, bereits nicht nur ein grosser Teil des Südens der skandinavischen Halbinsel bis zum mittelschwedischen Seengebiete, sondern auch die norwegischen Küsten bis nach Finnmarken eisfrei waren.[55]) Die damalige Einwanderung ging wahrscheinlich hauptsächlich von dem westlichen Teile der cimbrischen Halbinsel und den angrenzenden Küstengebieten der Nordsee aus und erfolgte sprungweise[56]) über das Kattegat, das Skager Rak und die Nordsee hinüber. Vielleicht drangen schon damals einzelne der eingewanderten Formen in den norwegischen Küstengegenden weit nach Norden, selbst bis Finnmarken, vor. Vielleicht war zu dieser Zeit auch schon das nördliche Finnland eisfrei,[57]) sodass auch von hier Gewächse nach den

eisfreien Strichen der skandinavischen Halbinsel einwandern konnten. Auch diese Einwanderung konnte wahrscheinlich nur sprungweise vor sich gehen; denn es ist nicht unwahrscheinlich, dass damals und noch einige Zeit nachher das Weisse Meer mit der sich weit nach Osten erstreckenden Ostsee durch einen Meeresarm verbunden war.[58]) Erst nach dessen Verschwinden konnten aus Finnland Gewächse schrittweise nach Skandinavien vordringen. Welche Formen, sowohl im Anfange der Einwanderung dieser Elemente als auch in deren Verlaufe, aus Süden, welche aus Osten nach Skandinavien eingewandert sind, lässt sich mit Sicherheit nicht entscheiden, da, wie bereits hervorgehoben wurde, auf keine Weise festgestellt werden kann, welche Verbreitung diese Gewächse ehemals in Europa südlich und östlich vom Rande des Eises der fünften kalten Periode zur Zeit seiner maximalen Ausdehnung besassen. Deshalb möchte ich den von Andersson[59]) ausgesprochenen Vermutungen bezüglich der Einwanderungsrichtung einiger jener Formen nicht beistimmen.[60])

Als sich im Laufe der Zeit das Ende des sog. baltischen Eisstromes, des südlichen Zipfels der nordischen Eisdecke, von der cimbrischen Halbinsel, den dänischen Inseln und aus Schonen zurückzog oder kurze Zeit darnach konnte aus Süden auch eine schrittweise Einwanderung nach der Halbinsel stattfinden, da entweder schon während des Abschmelzens des Eises eine Landverbindung zwischen Deutschland und der skandinavischen Halbinsel bestand[61]) oder eine solche doch bald nach dessen Wegschmelzen zu stande kam. Die über diese dänische Landbrücke[62]) und die weiter im Westen sowie die später, als die Länder im Süden und Südosten der Ostsee östlich von der dänischen Landbrücke eisfrei wurden, aus diesen nach dem Süden Schwedens einwandernden Formen konnten anfänglich, vielleicht sogar überhaupt, nicht schrittweise nach dem weiter im Norden gelegenen Teile der skandinavischen Halbinsel vordringen, da dieser von dem Süden in der Gegend des Wener-, des Wetter- und des Mälar-Sees durch einen zahlreiche Inseln enthaltenden Meeresarm, welcher die Ostsee mit der Nordsee verband, getrennt war.[63]) Dieser Meeresarm bestand schon, als sich die erwähnten Endmoränen Südnorwegens und Mittelschwedens, welche zum Teil in ihm abgelagert sind,[64]) bildeten, und erhielt sich, bis das Eis sich auf der Halbinsel

weit nach Norden zurückgezogen hatte. Dann wurde er, der sich im Verlaufe der Hebung der skandinavischen Halbinsel, welche, wie soeben gesagt wurde, bereits sehr bald nach der Klimax der kalten Periode begann, strichweise immer mehr verengt und verflacht hatte, endlich vollständig aufgehoben und an seiner Stelle blieb nur eine Anzahl grosser Landseen und diese untereinander und mit der Ostsee und der Nordsee verbindender Ströme erhalten, welche letzteren zum Teil wohl schon gegen Schluss der kalten Periode durch weitere Hebung der Halbinsel trocken gelegt wurden. Die Ostsee, welche infolge Senkung ihrer Umgebung von der Linie Schonen-Bornholm ab nach Norden,[65]) die wohl zur Zeit der maximalen Eisausdehnung ihren grössten Umfang erreicht hatte,[66]) während des Abschmelzens der Eisdecke weit über ihre Ufer hinübergetreten war, ihre grösste Ausdehnung[67]) aber wahrscheinlich erst zur Zeit besass, als nur noch der nördliche Teil des bottnischen Meerbusens mit Eis bedeckt war, trotzdem sich damals die Halbinsel wohl schon wieder bedeutend gehoben hatte, hatte sich zur Zeit ihrer Absperrung von der Nordsee infolge fortschreitender Hebung Skandinaviens schon wieder sehr, wenn auch noch nicht auf ihren gegenwärtigen Umfang verkleinert.[68]) Dieser Abschluss der Ostsee von dem Weltmeere, durch welchen sie, die wohl schon vorher durch die sich fast ausschliesslich in sie und in den sie mit der Nordsee verbindenden Meeresarm ergiessenden Schmelzwässer des von der skandinavischen Halbinsel ausgehenden Inlandeises sowie durch die zu dieser Zeit sehr wasserreichen Ostseeströme[69]) fast ganz ausgesüsst war,[70]) vollständig zu einem Süsswassersee, dem Ancylussee der skandinavischen Geologen,[71])[72]) wurde, fand, wie es scheint,[73]) erst zu einer Zeit statt, als wenigstens die empfindlicheren von den Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe die Gegend des ehemaligen Meeresarmes schrittweise nicht mehr durchwandern konnten.[74])

Wohl lange Zeit, nachdem der Boden der einzelnen Striche Skandinaviens eisfrei geworden war, blieben auf ihm Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe die einzigen phanerogamen Gewächse;[75]) die ersten Ansiedler waren Arten wie *Salix polaris Wahlbg.*, *Oxyria digyna L.* und *Dryas octopetala L.*, welche heute im höchsten Norden verbreitet sind, dann folgten Arten wie *Salix reticulata*

L. und *Betula nana L.*, welche dort eine unbedeutendere Verbreitung besitzen, und endlich kamen solche wie *Salix phylicifolia L.* und *S. arbuscula L.*, welche gegenwärtig nicht so weit wie jene nach Norden gehen.[76]) Zur Zeit der Einwanderung der dritten dieser Gruppen verkleinerten sich die Gebiete der zuerst eingewanderten Formen schon wieder bedeutend. Erst dann, nachdem das Klima sich schon wesentlich gebessert hatte, drangen auch Formen der zweiten Untergruppe ein, und zwar zuerst schrittweise — über die dänische Landbrücke — und sprungweise von Süden und Südosten und darauf sprungweise und schrittweise aus dem Osten, aus dem in den nördlichen Teil der Halbinsel vorzüglich über die Landbrücke im Norden des bottnischen Meerbusens noch lange Zeit Formen der ersten Untergruppe einwanderten,[77]) nachdem im südlichen Teile Skandinaviens die Formen der zweiten Untergruppe schon eine weite Verbreitung gewonnen hatten und hierhin sowohl aus dem Süden als auch aus dem Osten keine Formen der ersten Untergruppe mehr einwandern konnten. Zu den Formen[78]) der zweiten Untergruppe, welche aus Süden und Südosten nach Skandinavien eingewandert sind, gehören auch drei waldbildende Bäume, die nordische Birke (*Betula pubescens Ehrh.* oder *odorata Bechst.*), die Espe oder Zitterpappel (*Populus tremula L.*) sowie die Kiefer (*Pinus silvestris L.*). Die beiden erstgenannten Bäume wanderten in die meisten Striche Skandinaviens, wie sich aus der Reihenfolge des Erscheinens ihrer Reste in den Ablagerungen der kalten Periode erschliessen lässt, etwas vor der Kiefer[79]) ein; nach einigen Gegenden, so nach der Insel Gotland,[80]) scheinen alle drei aber ungefähr gleichzeitig gelangt zu sein. Sie breiteten sich in Gesellschaft verschiedener niederer Sträucher, z. B. *Vaccinium Myrtillus L.*, und Kräuter, welche z. T. schon vorher eingewandert waren, bald weit aus[81]) und verkleinerten die Gebiete der Einwanderer[82]) des vorigen Abschnittes, für welche auch das Klima immer weniger günstig wurde. Diese wurden immer mehr auf die steileren Felshänge, die flachgründigen Felsplatten, den Felsschutt und die Torfmoore, welche sich damals im grösseren Umfange auszubilden anfingen, beschränkt.[83]) Doch blieb ihre Verbreitung wohl während des ganzen Verlaufes der kalten Periode auch in den niederen Gegenden des skandinavischen Südens viel bedeutender als selbst in vielen höheren Gegenden des südlicheren ausseralpinen Mitteleuropas, da eine

Anzahl der Waldbäume dieser Gegenden, die Fichte (*Picea Abies (L.)*),[84]) die Tanne (*Abies alba Mill.*), die Lärche (*Larix europaea DC.*) sowie die Buche (*Fagus silvatica L.*), vorzüglich der zuerst- und der zuletztgenannte Baum, welche durch ihren dichten Schatten hier sehr viel, bis zum Schluss der kalten Periode ohne Zweifel mehr als die in für diese Formen ungünstiger Weise fortschreitende Veränderung des Klimas, zur Vernichtung der meist stark lichtbedürftigen Formen der ersten Untergruppe beitrugen, teils — Tanne und Lärche — garnicht,[85]) teils erst sehr spät, nach Ausgang der kalten Periode und selbst erst nach der Klimax der nachfolgenden heissen Periode, eingewandert sind und sich erst in noch späterer Zeit weiter ausgebreitet haben, nachdem bereits durch das Klima in den niederen wärmeren Gegenden die meisten Formen der ersten Untergruppe vernichtet worden waren. Die Fichte und die Buche waren wahrscheinlich im Verlaufe der kalten Periode von Süden — Fichte und Buche — und Osten — nur Fichte — her bereits bis in die Küstenländer im Süden der Nordsee, und im Süden — Buche und Fichte —, Südosten und Osten — nur Fichte — der Ostsee vorgedrungen, als sich das Klima in für sie ungünstiger Weise änderte und dadurch zuerst ihr weiteres Vordringen gehemmt, darauf eine bedeutende Verkleinerung ihrer Gebiete herbeigeführt wurde. Wahrscheinlich vermochten sie sich, wie später ausführlich dargelegt werden wird, erst wieder auszubreiten, nachdem sie sich im hohen Masse an das Klima der ersten heissen Periode, zu deren Betrachtung wir sogleich übergehen werden, angepasst hatten. Dann drangen sie auch nach Skandinavien vor, die Fichte aus dem Osten, die Buche teils aus Süden, teils aus Westen, von den britischen Inseln, und zwar beide vorzüglich schrittweise.

Im vorigen Kapitel war gesagt worden, dass sich im letzten Abschnitte der kalten Periode sowohl das alpine wie das nordische Eis, welche sich beide wahrscheinlich noch nicht ganz bis auf ihren heutigen Umfang verkleinert hatten, weit über diesen vergrösserten, dass aber diese Vergrösserung weniger von einer bedeutenden Depression der Sommerwärme, welche wohl nur während der Klimax einen grösseren Umfang erreichte, als vielmehr von einer bedeutenden Zunahme der Niederschläge begleitet wurde.[86]) Ohne Zweifel wurde durch das Klima dieser Phase die Pflanzenwelt in hohem Masse beeinflusst;

manche Formen der ersten Untergruppe verschwanden, vorzüglich während der milderen Abschnitte, aus den niederen Gegenden des Südens und Westens, andere verloren einen mehr oder weniger grossen Teil ihres dortigen Gebietes. Weniger wurden durch die klimatische Aenderung die Formen der zweiten Untergruppe betroffen, von denen manche, so die besprochenen Bäume, bei Beginn des Abschnittes vielleicht schon annähernd ihre heutige Verbreitung besassen. Doch verloren auch sie, und zwar nicht nur durch die Ausdehnung des Eises, sondern auch direkt durch die Aenderung des Klimas, einen Teil ihres Gebietes. Viele von ihnen breiteten sich im Ausgange des Abschnittes wohl wieder aus; am Ende der kalten Periode, als das Klima sich dem der Gegenwart sehr genähert oder dessen Charakter vollständig angenommen hatte,[87]) war wohl der grösste Teil der Oberfläche Skandinaviens mit der Kiefer, welche im Norden wie in den Gebirgen bis zu ihren heutigen Grenzen vorgedrungen war, bedeckt, während im höheren Norden und im höheren Gebirge die nordische Birke herrschte.

Im Ausgange dieses Zeitabschnittes wanderte wahrscheinlich der Haselstrauch (*Corylus Avellana L.*) ein,[88]) während die gewöhnliche Birke (*Betula verrucosa Ehrh.*) und die Erle (*Alnus glutinosa [L.]*) schon früher, wahrscheinlich noch in der ersten Phase der kalten Periode, eingewandert waren. In noch frühere Zeit fällt die Einwanderung der Grauerle (*Alnus incana DC.*). Während die zuerst genannten Bäume nach Skandinavien nur oder doch wenigstens auch, und zwar zuerst, aus dem Süden kamen, scheint die Grauerle aus dem Nordosten über die finnische Landbrücke eingewandert zu sein. Vielleicht hat sie das nördliche Schweden bereits vor der Kiefer erreicht, nach dem skandinavischen Süden scheint sie aber erst spät gelangt zu sein.[89])

II. Die Formen der zweiten und die der dritten Gruppe.

1.

Am meisten von den Formen der ersten Gruppe entfernen sich hinsichtlich des Wärmebedürfnisses während ihres Blühens und Fruchtens die Formen der zweiten sowie diejenigen der dritten Gruppe. Von

diesen Formen lebte, wie im vorigen Abschnitte gesagt wurde, während der kalten Periode wahrscheinlich nicht nur in Skandinavien, sondern auch im südlicheren Teile Mitteleuropas keine einzige mehr. Erst in Ungarn, im untersten Donaugebiete und in der Gegend des Schwarzen Meeres östlich vom Donaugebiete, sowie im unteren Rhonegebiete wuchsen damals Gewächse mit solchen klimatischen Bedürfnissen. Die gegenwärtig Skandinavien bewohnenden Formen dieser beiden Gruppen mussten also, um bis nach diesem Lande zu gelangen, in der Zeit nach Ausgang der kalten Periode einen sehr weiten Weg zurücklegen. Nur recht wenige von ihnen vermögen in grossen Sprüngen zu wandern, die meisten sind nur imstande, sich schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen auszubreiten. Denn es besitzen die Keime nur weniger Formen Einrichtungen, durch welche sie sich Tieren, die, zum Teil periodisch, ausgedehnte Wanderungen unternehmen, anheften können, oder welche es ermöglichen, dass sie vom Winde leicht in bedeutende Höhen emporgehoben, in diesen lange schwebend erhalten und dabei weit fortgeführt werden. Auch können die Keime nur weniger Formen, und zwar meist nur in Verbindung mit den oberirdischen Teilen der Mutterpflanzen oder grösseren Stücken derselben, auf mit Phanerogamen und grösseren Kryptogamen nicht oder wenig bewachsenen Strichen — auch auf der winterlichen Eis- und Schneedecke — weit vom Winde fortgeführt werden, indem sie durch diesen streckenweise fortgeschoben oder fortgerollt, streckenweise schwebend fortbewegt werden. Die meisten Formen wachsen ausserdem auf oberflächlich nur durch Niederschläge benetztem, unbeschattetem oder mehr oder weniger beschattetem Boden, wo sich nur selten oder nie Gelegenheit bietet, dass sich ihre Keime mittels nasser zäher Bodenmasse, Fadenalgen oder — sehr leichte — ausschliesslich mittels Wasser an den Körper von Tieren so fest anheften können, dass sie von diesen über weite Strecken verschleppt werden können; ausserdem halten sich an solchen Oertlichkeiten nur selten Tiere — vorzüglich nicht Vögel — auf, welche grössere Wanderungen unternehmen. Nur die Keime derjenigen Formen, welche Oertlichkeiten mit dauernd oder während längerer Perioden oder wenigstens während kurzer, aber sich sehr häufig wiederholender Zeitabschnitte nassem Boden — Sümpfe, Moore, nasse Wälder, periodisch überschwemmte Stellen, Ufer — oder

das Wasser selbst bewohnen, finden häufig Gelegenheit, sich an den Körper von weitere Wanderungen unternehmenden Vögeln, welche sich an einem grossen Teile solcher Oertlichkeiten, wenigstens in gewissen Jahreszeiten — im Frühling und Herbst —, und oft in grossen Scharen aufhalten, in der angegebenen Weise anzuheften. Früchte oder Samen nur recht weniger Arten[1]) gehen, ohne ihre Keimkraft einzubüssen, durch den Darmkanal derjenigen Tiere, welche sie häufig allein oder in Verbindung mit grösseren Teilen ihrer Mutterpflanzen fressen, oder werden von diesen unbeschädigt ausgestossen; die meisten werden von den Tieren, welche sie fressen, regelmässig verdaut und gelangen nur in seltenen Fällen im keimfähigen Zustande wieder aus dem Körper des Tieres hinaus, z. B. dadurch, dass dieses, bevor die Verdauung der Keime vollendet war, von einem Raubtiere zerrissen wurde. Nur die Keime einer beschränkten Anzahl Arten werden von Säugetieren oder Vögeln, denen sie als Nahrung dienen, über weitere Strecken verschleppt und dabei hin und wieder verloren oder an den Aufbewahrungsorten vergessen. Einen nicht sehr lange dauernden Transport durch bewegtes Wasser ertragen die Keime sehr vieler auch der trockenen Boden bewohnenden Formen zwar ganz gut, doch sind die meisten dieser letzteren nicht imstande, am Ufer aufzugehen und sich zu normalen Individuen zu entwickeln, oder diese können sich hier, falls sich die Keime doch zu entwickeln vermögen, nicht lange erhalten und die Formen sind somit nicht imstande, sich von den Ufern nach für ihre dauernde Ansiedelung geeigneten Oertlichkeiten auszubreiten. Ausserdem könnte eine Wanderung mit Hülfe des Wassers bei diesen Formen nur für einzelne Teile der durchwanderten Strecke in Frage kommen. Die meisten Formen der zweiten und der dritten Gruppe, welche trockenen unbeschatteten oder schwach beschatteten Boden bewohnen — die Mehrzahl der Formen beider Gruppen gehört zu diesen —, können also nach Skandinavien aus südöstlich und südwestlich von Mitteleuropa gelegenen Gebieten nicht in einem Zeitraume eingewandert sein, in welchem wie noch zu Beginn der historischen Zeit, als das Klima Nord- und Mitteleuropas wohl nur durch ein wenig feuchtere und kühlere Sommer von dem jetzt in diesen Gebieten herrschenden abwich und die weitaus meisten Wanderungen dieser Formen schon stattgefunden hatten, der zwischen Skandinavien und den Ausgangs-

punkten der Wanderung gelegene Teil Europas, vorzüglich Mitteleuropa, auf weiten Strichen mit zusammenhängenden dichten und schattigen Laub- und Nadelwäldern,[2]) mit Wiesen und Wiesenmooren, Heiden und Heidemooren mit üppiger Pflanzendecke sowie mit grösseren und kleineren Wasserbecken mit meist dichten Uferbeständen bedeckt und von zahlreichen breiten, wasserreichen Strömen mit reicher Ufervegetation sowie hohen, kühlen, auch in den tiefsten Einschnitten dicht bewaldeten Gebirgen durchzogen wurde, und in welchem weite Strecken des nicht bewaldeten und auch nicht mit dichter hoher Strauch- oder Krautvegetation bedeckten Bodens dieser Gegenden in physikalischer oder in chemischer Beziehung den Bedürfnissen der einzelnen Formen, wenigstens unter dem damaligen von dem gegenwärtigen nur sehr wenig abweichenden Klima, nicht entsprachen. Auch unter den gegenwärtigen von denjenigen, welche im Beginne der historischen Zeit herrschten, so sehr verschiedenen Verhältnissen, und selbst wenn der gesamte heutige Kulturboden mit einer aus nicht kultivierten Individuen krautiger Formen zusammengesetzten Decke bedeckt wäre, würden zahlreiche, vielleicht die meisten der skandinavischen Formen beider Gruppen nicht, andere wenigstens nur sehr langsam aus den Gegenden des Südostens und Südwestens nach Skandinavien zu wandern im stande sein. Aber auch, wenn alle durch ungünstige Boden- und Klimaverhältnisse und eine üppige, diesen Verhältnissen vollkommen angepasste Pflanzendecke verursachten Wanderungshindernisse nicht vorhanden gewesen wären, ja selbst, wenn das Klima überall auf dem durchwanderten Gebiete, sowohl in den niederen wie in den höheren Gegenden, dem heute in den wärmsten Strichen Mitteleuropas herrschenden entsprochen hätte, würden die meisten skandinavischen Formen dieser Gruppen nicht nach Skandinavien haben vordringen können, oder ihre Wanderung würde doch wohl einen Zeitraum in Anspruch genommen haben, welcher denjenigen bedeutend übertrifft, der seit Ausgang der kalten Periode verflossen sein kann. Denn wie die Beobachtung zeigt, breiten sich gegenwärtig sehr viele, vielleicht die meisten mitteleuropäischen Formen beider Gruppen in Mitteleuropa nur langsam oder gar nicht von ihren Wohnplätzen, an welchen sie zum Teil in sehr grosser Individuenanzahl auftreten, nach benachbarten, soweit sich dies beurteilen lässt, in ihren Eigenschaften ganz gleichen

oder sehr ähnlichen oder zwar hinsichtlich der Bodenverhältnisse abweichenden, aber trotzdem für die Formen, wie deren Verhalten in anderen, klimatisch nicht günstigeren Strichen zeigt, durchaus bewohnbaren Oertlichkeiten aus, obwohl ihre Keime nicht selten nach diesen gelangen. Es geht daraus hervor, dass, wie schon bei der Erwähnung derselben Erscheinung bei den Formen der ersten Gruppe gesagt wurde, die Individuengruppe jeder Oertlichkeit sich mehr oder weniger fest an deren besondere Verhältnisse angepasst und dabei Eigenschaften erworben hat, welche ihre Ansiedlung an einer anderen wenn auch nur ganz unbedeutend abweichenden Oertlichkeit erschweren oder sogar unmöglich machen. Grössere Reihen von Individuengruppen vieler klimatischer Formen besitzen neben den besonderen, jeder einzelnen Individuengruppe allein zukommenden Eigenschaften, noch allen Individuengruppen zukommende, nicht in direktem Zusammenhange mit dem Klima, unter welchem sie leben, stehende Eigenschaften, die den anderen Individuengruppen derselben klimatischen Form fehlen. Diese ihnen eigentümlichen Eigenschaften haben sich die Individuengruppen sowie deren Reihen zwar, wie wir im Folgenden erkennen werden, erst in Mitteleuropa, und zwar während für sie ungünstiger, durch kühles, feuchtes Sommerklima ausgezeichneter Perioden erworben, ähnliche, eine schnellere Ausbreitung erschwerende Eigenschaften hatten aber ohne Zweifel die Individuengruppen und Gruppenreihen dieser Formen auch in den bezeichneten Rückzugsgebieten im Südosten und Südwesten während der kalten Periode, durch deren klimatische Ungunst sie in jenen zweifellos ebenso bedeutend, wenn nicht bedeutender, beeinflusst wurden wie später, nach ihrer Einwanderung nach Mitteleuropa in diesem Lande durch das für sie ungünstige Klima der ersten kühlen Periode, angenommen; und wie die mitteleuropäischen Individuengruppen ihre besonderen Eigenschaften unter der Herrschaft des Klimas der Jetztzeit, welches für sie viel günstiger als dasjenige der kühlen Perioden ist, nicht oder nur schwer aufgeben, so werden auch die Individuengruppen nach der Rückkehr des Klimas ihrer Wohnbezirke während der kalten Periode zu einem Zustande, wie ihn dasjenige der Jetztzeit besitzt, oder einem ähnlichen, diese Eigenschaften nicht oder nur langsam aufgegeben haben. Diese während klimatisch für sie ungünstiger Perioden erworbenen Eigenschaften können die Formen beider

Gruppen ohne Zweifel nur unter der Herrschaft eines Klimas wieder verlieren, dessen Charakter demjenigen des Klimas gleicht, unter welchem sie entstanden sind, oder sich diesem wenigstens bedeutend nähert.[3]) Die Formen der dritten Gruppe also können gegenwärtig in Mitteleuropa und konnten am Schlusse der kalten Periode in ihren Rückzugsgebieten im Südosten und Südwesten von Mitteleuropa die ihre Ausbreitung hindernden oder erschwerenden Eigenschaften nur aufgeben unter der Herrschaft eines Klimas, dessen Sommer und Winter viel wärmer sind als die des gegenwärtig in Mitteleuropa und damals in den Rückzugsgebieten herrschenden Klimas, während den Formen der zweiten Gruppe dies nur möglich ist und war unter der Herrschaft eines Klimas, welches wenigstens einige diejenigen der Jetztzeit und des Zeitabschnittes am Schlusse der kalten Periode an Wärme übertreffende Sommermonate, aber viel kältere Winter und viel bedeutendere sommerliche und winterliche Trockenheit als jene Zeitabschnitte besitzt. Eine Periode, deren Klima diese Eigenschaften, und zwar in aufeinander folgenden Abschnitten, besitzt, deren Sommer anfänglich während langer Zeit wärmer und nicht oder nicht viel trockener als diejenigen der Jetztzeit, und deren Winter wärmer als diejenigen dieser sind, deren Sommer aber allmählich immer trockener und heisser und deren Winter im gleichen Masse trockener und kälter werden, bis endlich die Sommer diejenigen der Jetztzeit an Trockenheit und wenigstens in einigen Monaten an Hitze, die Winter diejenigen der Jetztzeit an Kälte und Trockenheit bedeutend übertreffen, worauf beide für längere oder kürzere Zeit wieder einen Charakter annehmen, wie sie ihn im Beginne der Periode besassen, ist aber auch, und zwar allein, im stande, die übrigen Hindernisse einer schrittweisen Ausbreitung dieser Formen zu beseitigen. In einer solchen Periode werden, und zwar selbst in den nassen Niederungen, die dichten Wälder sich zuerst lichten, dann mit Zunahme des extremen Charakters des Klimas verkleinern und endlich in einzelne nicht zusammenhängende Parzellen auflösen oder von weiten Strichen vollständig verschwinden. An die Stelle der starkschattenden Bäume, in den von den Formen durchwanderten Gebieten vorzüglich Buche nebst kleinblättriger Linde (*Tilia ulmifolia Scop.*) und Weissbuche (*Carpinus Betulus L.*), sowie Fichte nebst Tanne, werden strichweise schon frühzeitig schwach schattende, Eiche und

Kiefer, treten, in deren Beständen, zumal auch die Eichenwälder in solcher Zeit kein sehr üppiges Unterholz besitzen, zahlreiche der stärkerer Belichtung bedürftigen Formen zu wachsen im stande sind. Während eines klimatisch so beschaffenen Zeitabschnittes werden viele kleinere Ströme allmählich dauernd oder wenigstens periodisch ganz austrocknen und die grösseren Ströme wenigstens während des grössten Teiles des Jahres viel weniger Wasser als gegenwärtig führen; ebenso werden zahlreiche grössere und kleinere Wasserbecken vollständig oder fast vollständig austrocknen oder sich mehr oder weniger verkleinern und zum Teil in mehrere kleinere Becken zerfallen. Wie die Ströme werden auch die Wiesen und Sümpfe der von ihnen durchflossenen Niederungen, sowie die Heidemoore immer trockener werden und wie die Ufer und das fliessende oder stehende Wasser selbst den grössten Teil ihrer ursprünglichen, schon durch die Aenderungen des Klimas sehr geschwächten Vegetation verlieren. Wiesen, Moore und Sümpfe werden sich anfänglich zum Teil mit Wald bedecken, diesen aber später, wenn der kontinentale Charakter des Klimas zunimmt, wieder mehr und mehr einbüssen. Die Torfschichten der trockenen Moore und der humose Boden der vernichteten Wälder werden während der Klimax der Periode durch Frost und Regen zerstört und vom Winde fortgeführt werden, vielfach in so bedeutendem Masse, dass der Untergrund zu tage tritt. Die Heiden, d. h. mehr oder weniger ausgedehnte Flächen mit trockenem oder feuchtem, an Nährsalzen armem Boden, und einer dichten, vorzüglich aus niedrigen Sträuchern, hauptsächlich *Calluna vulgaris (L.)* und *Erica Tetralix L.*, zusammengesetzten Pflanzendecke, welche wahrscheinlich schon vor dem Beginne der Einwanderung der Formen der zweiten und der dritten Gruppe, wenn auch in unbedeutenderer Ausdehnung als in späterer Zeit und in der Gegenwart, vorhanden waren, werden während eines Zeitabschnittes mit kontinentalem Klima ihren dichten Strauch- und Krautbestand, der sich ausschliesslich aus Formen zusammensetzt, welche einem milden Klima angepasst sind, verlieren. Während einer solchen Periode wird auch das Klima der höheren Gebirge bis weit hinauf für Gewächse, welche gegen niedere Sommertemperaturen empfindlich sind, geeignet sein; es werden gleichzeitig die Waldbestände, wenigstens in den niederen Regionen dieser Gebirge, gelichtet und

dadurch deren niedere Pässe für solche Gewächse passierbar werden. Ausserdem wird in dieser Periode das hohe Kalkbedürfnis vieler Formen vorzüglich der zweiten Gruppe, welches diese bei einem Klima, wie gegenwärtig in Mitteleuropa herrscht, besitzen, aufgehoben, wie deren Verhalten in Ländern, deren Klima dem der Periode entspricht, erkennen lässt, so dass sich die Formen mit Spuren dieses Stoffes zu begnügen, also in zahlreichen Strichen, welche gegenwärtig für sie unbewohnbar sind, zu wachsen vermögen. Die gleiche Indifferenz wird sich bei manchen Formen, welche gegenwärtig in Mitteleuropa nur auf Böden mit mehr oder weniger hohem Kochsalzgehalte vorkommen, dem Kochsalze gegenüber einstellen, wie sich ebenfalls aus dem Verhalten dieser Formen in Ländern mit demjenigen der Periode entsprechenden Klima erschliessen lässt. Auch gegen manche physikalische Verhältnisse des Bodens werden viele Formen, wie die gleiche Untersuchung zeigt, mehr oder weniger gleichgiltig werden; Formen, welche jetzt in Mitteleuropa nur nackten oder mit wenig Detritus bedeckten Felsboden bewohnen, werden im stande sein, auf Lehm- oder Kiesboden oder sogar auf leichtem Sandboden zu leben.

Aehnliche, wenn auch nicht so bedeutende Wirkungen wie in Mitteleuropa wird das Klima einer solchen Periode auch in den nicht zu Mitteleuropa gehörenden Teilen Skandinaviens hervorbringen; auch hier wird es, und zwar allein, im stande sein, die Hindernisse für die schrittweise Ausbreitung der Formen der zweiten und dritten Gruppe zu beseitigen.

Wir können somit wohl mit Bestimmtheit behaupten, dass in der Periode, in welcher die Formen der zweiten und der dritten Gruppe nach Mitteleuropa und dem nördlicheren Skandinavien eingewandert sind und sich hier ausgebreitet haben, anfänglich während langer Zeit sowohl die Sommer wie die Winter wärmer und die ersteren nicht oder nicht wesentlich trockener als in der Gegenwart waren, das Klima dann aber einen bedeutend kontinentaleren Charakter annahm und lange behielt und zum Schlusse wohl wieder — aber wahrscheinlich nur für kurze Zeit — zum Zustande desjenigen des ersten Abschnittes zurückkehrte; dass im ersten Abschnitte dieser Periode die Formen der dritten Gruppe sowie zahlreiche Formen der zweiten Gruppe, vorzüglich waldbewohnende und sprungweise wandernde,

eingewandert sind und sich ausgebreitet haben, dass im zweiten Abschnitte die Einwanderung der Hauptmasse der schrittweise wandernden trockenen unbeschatteten oder schwach beschatteten Boden bewohnenden Formen der zweiten Gruppe stattfand, während die Gebiete der Formen der dritten Gruppe sowie der den Wald oder nasse Orte bewohnenden Formen der zweiten Gruppe sich in den heisseren Gegenden bedeutend verkleinerten, dass endlich im dritten Abschnitte der Periode sich die meisten Einwanderer des ersten Abschnittes wieder ausbreiteten und vielleicht auch noch neue, ähnlich angepasste Formen einwanderten, während die Gebiete der Einwanderer des zweiten Abschnittes eine Verkleinerung, vorzüglich durch die Zunahme des Waldes und des nassen Bodens erfuhren. Meines Erachtens kann das Klima des südlichen und des centralen Mitteleuropas während des zweiten Abschnittes dieser Einwanderungsperiode der Formen der zweiten und dritten Gruppe, welche ich als erste heisse Periode bezeichnet habe, nicht gemässigter gewesen sein als dasjenige der centralungarischen Niederungen sowie der Steppen des südwestlichen und südlichen Russlands. Ich halte es sogar für nicht unwahrscheinlich, dass während dieses Abschnittes eine Zeit lang, als Nord-Schottland, die Färöer, Island und Grönland sich bedeutend vergrössert oder, wie vorher während eines Abschnittes zwischen der vierten und fünften kalten Periode, vielleicht sogar bis zur Berührung genähert hatten,[5] das Klima einen noch kontinentaleren Charakter annahm, einen Charakter, wie ihn gegenwärtig das Klima des südöstlichen Russlands oder des angrenzenden Sibiriens besitzt.[6] Im Verlaufe des ersten Abschnittes der Periode und wohl auch im Ausgange derselben nahm das Klima dieser Gegenden wahrscheinlich, und zwar im ersten Abschnitte für lange Zeit, einen Charakter an, welcher demjenigen des heutigen Klimas des mittleren, vielleicht sogar dem des unteren Rhonegebietes ähnlich war. Ohne Zweifel waren während des zweiten Abschnittes der Periode ausgedehnte Striche der niederen Gegenden Mitteleuropas, vorzüglich seines Südens, Südostens und Südwestens, sowie des angrenzenden Osteuropas, waldfrei oder nur mit weit von einander entfernten kleinen Wäldern, welche im Westen meist aus Eichen, im Osten meist aus Kiefern bestanden, bedeckt. Die grösseren Niederungen waren weithin trocken, die grösseren Flüsse waren nur periodisch wasserreich,

viele kleinere enthielten periodisch oder sogar dauernd kein Wasser. Die meisten kleineren sowie zahlreiche grössere Wasserbecken waren ganz, viele andere der grösseren zum grossen Teile ausgetrocknet. Auch die Hochmoore waren, selbst im Westen und im Gebirge, zum grossen Teile trocken; die Oberfläche vieler hatte sich mit Wald bedeckt, welcher aber zum grossen Teile während der Klimax wieder verschwand, in welcher die Torfschichten zahlreicher Moore sowie die Humusschichten der Böden geschwundener Wälder durch Frost und Regen zerstört und durch den Wind fortgeführt wurden. Die Gebirge, welche das Gebiet durchziehen, von denen z. B. die mährisch-böhmischen Randgebirge gegenwärtig ein Eindringen von Formen der zweiten und der dritten Gruppe aus Südosten nach dem nördlich und westlich von ihnen gelegenen Teile Mitteleuropas auch in dem Falle verhindern würden, dass einer solchen Wanderung keine anderen Hindernisse entgegenständen, besassen zweifellos eine Anzahl Pässe, auf welchen sie von den Formen überschritten werden konnten. Auch im Osten des nicht zu Mitteleuropa gehörenden Teiles Skandinaviens verkleinerten sich während des zweiten Abschnittes der Periode ohne Zweifel die Wälder sehr bedeutend; unbedeutender war dagegen wohl deren Verkleinerung im Westen, doch schwand auch hier, vorzüglich im Süden, der Wald weithin von zusammenhängenden Strichen. Auch hier wurden die Flussthäler und Hochmoore strichweise sehr trocken; in viel höherem Masse war dies aber im östlichen Skandinavien der Fall. Das Sommerklima der Gebirge war viel wärmer als in der Gegenwart; die Gebirge zwischen Schweden und Norwegen konnten im Süden wohl von verhältnismässig recht empfindlichen Formen durchwandert werden.

Aehnliche, wenn auch nicht so bedeutende Veränderungen müssen auch die klimatischen und die Bodenverhältnisse sowie die Pflanzendecke des nördlicheren Frankreichs und der britischen Inseln erfahren haben. Die Veränderungen Osteuropas waren dagegen noch bedeutender als diejenigen Mitteleuropas und Skandinaviens.

2.

Obgleich in dieser Periode die Bedingungen für die schrittweise Ausbreitung der Formen der zweiten und dritten Gruppe in den Ländern

zwischen Skandinavien und denjenigen Gegenden, in denen sie sich während der fünften kalten Periode erhalten hatten, sehr günstig waren, würden damals doch nur wenige von ihnen nach Skandinavien gelangt sein, wenn nicht die Skandinavien umgebenden Meere zum grössten Teile ausgetrocknet wären, sodass ihre Becken von den Formen an zahlreichen Stellen schrittweise und in kleinen Sprüngen durchwandert werden konnten. Da die Austrocknung wohl erst während des heissesten Zeitabschnittes der Periode soweit fortgeschritten war, dass vollständige Landverbindungen zwischen Skandinavien und den gegenüberliegenden Küsten neben der dänischen Landbrücke, welche bereits in der kalten Periode bestand, zu stande kamen, und da diese sich wahrscheinlich schon gegen Schluss dieses Abschnittes oder bald darnach wieder mit Wasser bedeckten, so war die Einwanderung schrittweise wandernder Formen der dritten Gruppe sowie in solcher Weise wandernder waldbewohnender Formen der zweiten Gruppe nach Skandinavien recht erschwert, und deshalb ist deren Anzahl hier eine sehr geringe geblieben. Die wenigen schrittweise wandernden skandinavischen Formen der dritten Gruppe, welche in ihren klimatischen Ansprüchen meist denjenigen der zweiten Gruppe recht nahe stehen, sind meist entweder über die dänische Landbrücke oder, und zwar wahrscheinlich vorzüglich, über den nördlichen Teil des trockenen Nordseebeckens von Grossbritannien her eingewandert. Die Ostsee hatte sich, wie im vorausgehenden Abschnitte gesagt wurde, schon während der kalten Periode in einen Süsswassersee, den Ancylussee, verwandelt, dessen Umfang anfänglich, ausser im südlichen Teile, denjenigen der heutigen Ostsee übertraf.[7]) Dieser Ancylussee hatte sich durch fortschreitende Hebung seiner Umgebung wahrscheinlich bereits sehr verkleinert,[8]) als von neuem eine Senkung des skandinavischen Gebietes, die sogenannte Ancylussenkung, eintrat,[9]) und der See infolge davon seine Ufer bedeutend, weit über die Küstenlinie der heutigen Ostsee hinaus, überschritt.[10]) Zur Zeit, als diese Transgression vor sich ging, scheint das Klima schon recht milde gewesen zu sein, denn auf Gotland wuchsen damals bereits Arten[11]) wie *Cladium Mariscus (L.)*,[12]) *Carex Pseudocyperus L.*[13]) und *Iris Pseudacorus L.*, deren Vorkommen, nach ihrer heutigen Verbreitung zu urteilen,[14]) auf ein nicht wesentlich kälteres Klima, vor allem auf ein nicht viel kälteres Winterklima, als gegen-

wärtig auf der Insel herrscht, schliessen lässt.[15]) Die Transgression des Ancylusseees war offenbar, wie ich soeben sagte, die Folge einer allgemeinen Senkung eines grossen Teiles Skandinaviens, nicht etwa eine Folge davon, dass sich der Norden des Ostseebeckens im Verlaufe der Hebung, welche die Absperrung der Ostsee vom Weltmeere und damit die Bildung des Ancylusseees zur Folge gehabt hatte, stärker als sein Süden erhob, so dass das Wasser aus ersterem nach dem Süden floss und hier bis zur Höhe der Oberfläche der Gegend, in welcher die heutigen Verbindungsstrassen der Ostsee mit der Nordsee liegen, anstieg,[16]) noch einfach eine Folge davon, dass durch Hebung der bisherigen mittelschwedischen Abflussrinne der Abfluss des Ancylusseees nach der Nordsee aufhörte.[17]) Die gleichzeitig erfolgte Transgression der Nordsee an der schwedischen Westküste lässt auf eine solche allgemeine Senkung des skandinavischen Gebietes schliessen.[18]) Es ist, wie bereits im ersten Abschnitte angedeutet wurde, meines Erachtens sehr wahrscheinlich, dass diese Senkung gleichzeitig mit der erneuten Ausdehnung des Eises der Alpen, welche zur Ablagerung der äusseren postglacialen Moränen führte, mit der Bildung der Gletscher der britischen Inseln der GEIKIE'schen vierten Eiszeit und mit HANSEN's epiglacialen Vorstössen der norwegischen Gletscher stattfand,[19]) also in die zweite Phase der fünften kalten Periode fällt. Ich möchte dies schon deshalb annehmen, weil kein anderer bekannter Zeitabschnitt nach dem Rückzuge der grossen Eisdecke der fünften kalten Periode als dieser Verhältnisse besitzt, welche mit einer so bedeutenden Vergrösserung der Eismassen im Norden und im Süden im Einklange stehen. Ausserdem spricht aber auch sehr zu gunsten dieser Annahme, dass man wohl behaupten darf, dass wie auf den britischen Inseln so auch auf der skandinavischen Halbinsel jede Senkung mit einer, und zwar ihr hinsichtlich des Umfanges entsprechenden, Vereisung der Oberfläche, als deren Wirkung sie wahrscheinlich angesehen werden muss, verbunden war. Nun fällt zwischen die Hauptsenkung der fünften kalten Periode und die Senkung der fünften Eiszeit GEIKIE's, welche offenbar, wie wir noch hören werden, der in die atlantische Periode BLYTT's, in meine erste kühle Periode fallenden sogen. postglacialen Senkung Skandinaviens — der Litorina-Senkung des Ostsee-Gebietes — entspricht, eine Senkung der britischen Inseln, diejenige der vierten,

durch bedeutende Vereisung der Inseln ausgezeichneten, Eiszeit Geikie's, deren Verhältnis zu der vorausgehenden und der nachfolgenden Senkung der Inseln ungefähr dem Verhältnis der Ancylussenkung zu der spätglacialen, d. h. der mit der Entwicklung der grossen Eisdecke Skandinaviens während der fünften kalten Periode verbundenen, und der postglacialen Senkung entspricht, welche also sehr wahrscheinlich gleichzeitig mit ersterer, der Ancylussenkung, erfolgte. Man könnte allerdings behaupten, dass aus der Zeit der Ancylussenkung keine sicheren paläontologisch-stratigraphischen Thatsachen vorhanden seien, welche auf eine damalige bedeutende Vereisung Skandinaviens schliessen liessen. Diesem Einwurfe lässt sich meines Erachtens entgegnen, dass eine Vergrösserung des Eises, wie wir sie im Norden für die zweite Phase der Eisausdehnung während der fünften kalten Periode voraussetzen können, keineswegs eine bedeutende Abnahme der Wärme zur Folge haben muss. Die Richtigkeit dieser Annahme lassen, wie wir noch näher sehen werden, die Verhältnisse der Periode der postglacialen Senkung Skandinaviens erkennen. In dieser erfolgte auf den ebenfalls gesunkenen britischen Inseln und somit zweifellos auch in Skandinavien eine Bildung recht bedeutender Eismassen, und trotzdem nahm in beiden Ländern, wie sich aus der Art der heutigen Verbreitung der Formen der zweiten und dritten Gruppe in ihnen [20]) erkennen lässt, die Temperatur des Sommers nicht sehr bedeutend ab, während ihre Wintertemperatur gar keine Verminderung erfuhr, sondern wahrscheinlich selbst während der Klimax der Periode höher als im vorhergehenden Zeitabschnitte und in der Gegenwart war. Wenn aber in der Periode der postglacialen Senkung nur eine unbedeutende Abnahme der Sommertemperatur und eine Zunahme der Wintertemperatur Skandinaviens erfolgten, so werden wir auch für die Periode der Ancylussenkung bezw. die zweite Phase der Eisausdehnung in Europa während der fünften kalten Periode keine sehr bedeutende Abnahme der Sommertemperatur, welche bei Beginn der Periode wohl noch niedriger als in der Gegenwart war, und gar keine Abnahme sondern wahrscheinlich sogar eine Zunahme der Wintertemperatur Skandinaviens annehmen müssen. Dagegen müssen wir annehmen, dass in der Periode der Ancylussenkung ebenso wie in der Periode der postglacialen Senkung die Niederschläge Skandinaviens über das

Mass derjenigen des vorausgehenden Zeitabschnittes und derjenigen der Gegenwart erhöht waren.

Eine bedeutende Erniedrigung der Temperatur hat nur während der von mir als kalte Perioden bezeichneten Zeitabschnitte stattgefunden. In diesen wurde durch das andauernde Schmelzen grosser Massen des in Folge der Vermehrung der Niederschläge bedeutend vergrösserten Binnenlandeises eine derartige Verdunstungskälte erzeugt, dass die Wintertemperatur, welche im Beginne dieser wie aller Senkungsperioden wahrscheinlich, und zwar vielleicht hauptsächlich dadurch, dass der Golfstrom tiefer in den sinkenden Kontinent eindrang und sein Wasser wärmer als vorher und gegenwärtig war, wodurch ja auch die Vermehrung der Niederschläge, welche die Ursache der Vergrösserung des Eises war, herbeigeführt wurde, über ihren gegenwärtigen Stand erhöht wurde, ebenso wie die Sommertemperatur, welche im Beginne der grössten der kalten Perioden vielleicht auch erhöht wurde, unter ihren heutigen Stand, zum Teil wahrscheinlich bedeutend, herabgedrückt wurden.[21])

Selbstverständlich blieb die Klimaänderung während der Periode der Ancylussenkung nicht ohne Einfluss auf die Pflanzenwelt, wie schon im vorigen Abschnitte angedeutet wurde. Nur wenig Bedeutung hatten wohl die Abnahme der Sommerwärme und die Zunahme der sommerlichen Niederschläge, da damals nur wenige Formen in Skandinavien wuchsen, welche höhere Anforderungen an sommerliche Wärme und Trockenheit stellen. Viel mehr Bedeutung hatte dagegen die Zunahme der Wintertemperatur; namentlich die Zeitabschnitte, in denen im Winter auf längere wärmere regenreiche Perioden Frostperioden folgten,[22]) werden für die Formen der ersten Gruppe, vorzüglich für diejenigen der ersten Untergruppe, sehr verderblich gewesen sein.[23]) Diese ungünstigen Einwirkungen des Klimas der zweiten Phase der fünften kalten Periode lassen sich nicht wie diejenigen der Zeit der postglacialen Senkung an der Art der Verbreitung der Gewächse Skandinaviens erkennen, denn die bedeutenden Veränderungen, welche deren Gebiete in der Folgezeit erlitten haben, haben ihre Spuren entweder sehr verwischt oder vollständig getilgt. Während des Anfangs- und des Endabschnittes der Periode fand ohne Zweifel eine sprungweise Einwanderung einer grösseren Anzahl an ein Klima

ohne Extreme angepasster Formen, vorzüglich Sumpf- und Wasserpflanzen, nach Skandinavien statt. Einige von diesen sind wohl schon wieder während der Klimax der Periode, die meisten sind aber in der sich an die Periode der Ancylussenkung anschliessenden ersten heissen Periode vernichtet worden; es ist deshalb nicht möglich, anders als auf Grund von fossilen Resten etwas Bestimmtes darüber auszusagen, welche Formen in der Periode der Ancylussenkung nach Skandinavien eingewandert sind.

Wie nach dem Maximum der mit der Entwicklung der grossen Eisdecke der ersten Phase der kalten Periode verbundenen und wahrscheinlich durch sie veranlassten sog. spätglacialen Senkung, so erfolgte wohl auch nach demjenigen der Ancylussenkung schnell ein Ansteigen Skandinaviens und damit eine fortschreitende Verkleinerung des Ancylusseees, der wahrscheinlich während des Maximums der Senkung Abflussrinnen an der Stelle des heutigen Sundes und der Belte erhalten hatte, welche sich beim weiteren Ansteigen des Gebietes und in späterer Zeit auch infolge der andauernden Senkung des Seespiegels bei der fortschreitenden Austrocknung des Seees immer mehr vertieften. Zu der durch Krustenbewegung verursachten Verkleinerung des Ancylusseees trat nämlich im Laufe der Zeit eine Verkleinerung desselben infolge anhaltender Zunahme der Verdunstung des Seewassers und anhaltender Abnahme des Zuflusses hinzu, welches beides dadurch, dass der Charakter des Klimas ein immer kontinentalerer wurde, die Niederschläge immer mehr abnahmen und die Sommerwärme immer mehr zunahm, verursacht wurde. Die Abnahme des Wassers des Seees erreichte schliesslich einen solchen Umfang, dass nur noch die tiefsten Einsenkungen seines Beckens mit Wasser gefüllt blieben, vom Ancylussee also nur eine Anzahl von grösseren Landseeen übrig blieb, zwischen denen breite Landbrücken die Landstriche an der Ost- und der Südküste der heutigen Ostsee — nebst den diesen vorgelagerten, damals mit dem Festlande zusammenhängenden Inseln — mit Schweden, den schwedischen Inseln und Bornholm verbanden.[24]) Im Norden verband die beiden Ostseeküsten, von denen die finnische wohl längs des ganzen bottnischen Busens weit nach Westen verschoben war, ungefähr in der Mitte des bottnischen Busens eine breite Landbrücke, deren Mitte die Gegend des Ost- und Westquarkes[25])

bildete. Nördlich und vorzüglich südlich von dieser Brücke, welche ich im Folgenden der Kürze wegen Quarkenbrücke nennen will, blieben im Becken des bottnischen Busens wahrscheinlich grössere Seeen erhalten. Im Süden des bottnischen Busens waren ohne Zweifel die Ålands-Inseln unter sich und mit dem südwestlichen Finnland verbunden. Im Westen erhielt sich zwischen dem dadurch entstandenen breiten Vorsprunge des südwestlichen Finnlands und der schwedischen Küste wohl ein See, doch stand der Vorsprung ohne Zweifel nördlich dieses Seees und vorzüglich südlich von ihm durch je eine Landbrücke, von denen die südliche in südwestlicher Richtung nach der Gegend von Stockholm verlief, mit Schweden in Verbindung; die nördliche Brücke will ich Nord-Ålands-, die südliche Süd-Ålands-Brücke nennen. Die Insel Gotland umgab wohl auch während des höchsten Standes der Austrocknung des Ancylusseees im Osten und wahrscheinlich auch im Westen und Nordwesten ein See oder — vorzüglich im Westen — eine Reihe von Seeen. Zwischen diesen führte im Norden wohl nur eine schmale Brücke — die nordgotländische Brücke — hindurch über Fårö, Gotska Sandön und Kopparstenarne nach dem Westende der Süd-Ålandsbrücke, während Gotland im Süden in der Gegend der Hoborg-Bank mit einer wenigstens streckenweise sehr breiten Landbrücke in Verbindung stand, welche den westlichen Teil der Küste Westpreussens und die Küste Hinterpommerns über die Stolper- und Mittelbank mit dem Süden Oelands und der Küste Blekinges verband — diese nenne ich Mittelbankbrücke. Die Insel Oeland war in ihrer ganzen Länge mit der Halbinsel verbunden. Der ganze Westen der Ostsee von der Insel Bornholm im Osten an, das Beltenmeer sowie das ganze Kattegat oder wenigstens sein grösserer südlicher Abschnitt bis zur Breite der Insel Läsö nach Norden lagen trocken, die dänischen Inseln bildeten unter sich sowie mit der cimbrischen Halbinsel, den Küstenländern östlich von dieser bis über die Odermündungen hinaus nach Osten, der Insel Rügen und der skandinavischen Halbinsel ein Festland; diese ausgedehnte Landbrücke bezeichne ich als erweiterte dänische Brücke. Der nördliche Teil des Skager Raks sowie der anstossende Teil der Nordsee bildeten wohl auch noch im trockensten Abschnitte der Austrocknungsperiode einen die Südküste Norwegens umgebenden See, während der Boden der übrigen Nordsee

zwischen Skandinavien und denjenigen Gegenden, in denen sie sich während der fünften kalten Periode erhalten hatten, sehr günstig waren, würden damals doch nur wenige von ihnen nach Skandinavien gelangt sein, wenn nicht die Skandinavien umgebenden Meere zum grössten Teile ausgetrocknet wären, sodass ihre Becken von den Formen an zahlreichen Stellen schrittweise und in kleinen Sprüngen durchwandert werden konnten. Da die Austrocknung wohl erst während des heissesten Zeitabschnittes der Periode soweit fortgeschritten war, dass vollständige Landverbindungen zwischen Skandinavien und den gegenüberliegenden Küsten neben der dänischen Landbrücke, welche bereits in der kalten Periode bestand, zu stande kamen, und da diese sich wahrscheinlich schon gegen Schluss dieses Abschnittes oder bald darnach wieder mit Wasser bedeckten, so war die Einwanderung schrittweise wandernder Formen der dritten Gruppe sowie in solcher Weise wandernder waldbewohnender Formen der zweiten Gruppe nach Skandinavien recht erschwert, und deshalb ist deren Anzahl hier eine sehr geringe geblieben. Die wenigen schrittweise wandernden skandinavischen Formen der dritten Gruppe, welche in ihren klimatischen Ansprüchen meist denjenigen der zweiten Gruppe recht nahe stehen, sind meist entweder über die dänische Landbrücke oder, und zwar wahrscheinlich vorzüglich, über den nördlichen Teil des trockenen Nordseebeckens von Grossbritannien her eingewandert. Die Ostsee hatte sich, wie im vorausgehenden Abschnitte gesagt wurde, schon während der kalten Periode in einen Süsswassersee, den Ancylussee, verwandelt, dessen Umfang anfänglich, ausser im südlichen Teile, denjenigen der heutigen Ostsee übertraf.[7]) Dieser Ancylussee hatte sich durch fortschreitende Hebung seiner Umgebung wahrscheinlich bereits sehr verkleinert,[8]) als von neuem eine Senkung des skandinavischen Gebietes, die sogenannte Ancylussenkung, eintrat,[9]) und der See infolge davon seine Ufer bedeutend, weit über die Küstenlinie der heutigen Ostsee hinaus, überschritt.[10]) Zur Zeit, als diese Transgression vor sich ging, scheint das Klima schon recht milde gewesen zu sein, denn auf Gotland wuchsen damals bereits Arten[11]) wie *Cladium Mariscus (L.)*,[12]) *Carex Pseudocyperus L.*[13]) und *Iris Pseudacorus L.*, deren Vorkommen, nach ihrer heutigen Verbreitung zu urteilen,[14]) auf ein nicht wesentlich kälteres Klima, vor allem auf ein nicht viel kälteres Winterklima, als gegen-

wärtig auf der Insel herrscht, schliessen lässt.[15]) Die Transgression des Ancylusseees war offenbar, wie ich soeben sagte, die Folge einer allgemeinen Senkung eines grossen Teiles Skandinaviens, nicht etwa eine Folge davon, dass sich der Norden des Ostseebeckens im Verlaufe der Hebung, welche die Absperrung der Ostsee vom Weltmeere und damit die Bildung des Ancylusseees zur Folge gehabt hatte, stärker als sein Süden erhob, so dass das Wasser aus ersterem nach dem Süden floss und hier bis zur Höhe der Oberfläche der Gegend, in welcher die heutigen Verbindungsstrassen der Ostsee mit der Nordsee liegen, anstieg,[16]) noch einfach eine Folge davon, dass durch Hebung der bisherigen mittelschwedischen Abflussrinne der Abfluss des Ancylusseees nach der Nordsee aufhörte.[17]) Die gleichzeitig erfolgte Transgression der Nordsee an der schwedischen Westküste lässt auf eine solche allgemeine Senkung des skandinavischen Gebietes schliessen.[18]) Es ist, wie bereits im ersten Abschnitte angedeutet wurde, meines Erachtens sehr wahrscheinlich, dass diese Senkung gleichzeitig mit der erneuten Ausdehnung des Eises der Alpen, welche zur Ablagerung der äusseren postglacialen Moränen führte, mit der Bildung der Gletscher der britischen Inseln der Geikie'schen vierten Eiszeit und mit Hansen's epiglacialen Vorstössen der norwegischen Gletscher stattfand,[19]) also in die zweite Phase der fünften kalten Periode fällt. Ich möchte dies schon deshalb annehmen, weil kein anderer bekannter Zeitabschnitt nach dem Rückzuge der grossen Eisdecke der fünften kalten Periode als dieser Verhältnisse besitzt, welche mit einer so bedeutenden Vergrösserung der Eismassen im Norden und im Süden im Einklange stehen. Ausserdem spricht aber auch sehr zu gunsten dieser Annahme, dass man wohl behaupten darf, dass wie auf den britischen Inseln so auch auf der skandinavischen Halbinsel jede Senkung mit einer, und zwar ihr hinsichtlich des Umfanges entsprechenden, Vereisung der Oberfläche, als deren Wirkung sie wahrscheinlich angesehen werden muss, verbunden war. Nun fällt zwischen die Hauptsenkung der fünften kalten Periode und die Senkung der fünften Eiszeit Geikie's, welche offenbar, wie wir noch hören werden, der in die atlantische Periode Blytt's, in meine erste kühle Periode fallenden sogen. postglacialen Senkung Skandinaviens — der Litorina-Senkung des Ostsee-Gebietes — entspricht, eine Senkung der britischen Inseln, diejenige der vierten,

durch bedeutende Vereisung der Inseln ausgezeichneten, Eiszeit Geikie's, deren Verhältnis zu der vorausgehenden und der nachfolgenden Senkung der Inseln ungefähr dem Verhältnis der Ancylussenkung zu der spätglacialen, d. h. der mit der Entwicklung der grossen Eisdecke Skandinaviens während der fünften kalten Periode verbundenen, und der postglacialen Senkung entspricht, welche also sehr wahrscheinlich gleichzeitig mit ersterer, der Ancylussenkung, erfolgte. Man könnte allerdings behaupten, dass aus der Zeit der Ancylussenkung keine sicheren paläontologisch-stratigraphischen Thatsachen vorhanden seien, welche auf eine damalige bedeutende Vereisung Skandinaviens schliessen liessen. Diesem Einwurfe lässt sich meines Erachtens entgegnen, dass eine Vergrösserung des Eises, wie wir sie im Norden für die zweite Phase der Eisausdehnung während der fünften kalten Periode voraussetzen können, keineswegs eine bedeutende Abnahme der Wärme zur Folge haben muss. Die Richtigkeit dieser Annahme lassen, wie wir noch näher sehen werden, die Verhältnisse der Periode der postglacialen Senkung Skandinaviens erkennen. In dieser erfolgte auf den ebenfalls gesunkenen britischen Inseln und somit zweifellos auch in Skandinavien eine Bildung recht bedeutender Eismassen, und trotzdem nahm in beiden Ländern, wie sich aus der Art der heutigen Verbreitung der Formen der zweiten und dritten Gruppe in ihnen [20]) erkennen lässt, die Temperatur des Sommers nicht sehr bedeutend ab, während ihre Wintertemperatur gar keine Verminderung erfuhr, sondern wahrscheinlich selbst während der Klimax der Periode höher als im vorhergehenden Zeitabschnitte und in der Gegenwart war. Wenn aber in der Periode der postglacialen Senkung nur eine unbedeutende Abnahme der Sommertemperatur und eine Zunahme der Wintertemperatur Skandinaviens erfolgten, so werden wir auch für die Periode der Ancylussenkung bezw. die zweite Phase der Eisausdehnung in Europa während der fünften kalten Periode keine sehr bedeutende Abnahme der Sommertemperatur, welche bei Beginn der Periode wohl noch niedriger als in der Gegenwart war, und gar keine Abnahme sondern wahrscheinlich sogar eine Zunahme der Wintertemperatur Skandinaviens annehmen müssen. Dagegen müssen wir annehmen, dass in der Periode der Ancylussenkung ebenso wie in der Periode der postglacialen Senkung die Niederschläge Skandinaviens über das

Mass derjenigen des vorausgehenden Zeitabschnittes und derjenigen der Gegenwart erhöht waren.

Eine bedeutende Erniedrigung der Temperatur hat nur während der von mir als kalte Perioden bezeichneten Zeitabschnitte stattgefunden. In diesen wurde durch das andauernde Schmelzen grosser Massen des in Folge der Vermehrung der Niederschläge bedeutend vergrösserten Binnenlandeises eine derartige Verdunstungskälte erzeugt, dass die Wintertemperatur, welche im Beginne dieser wie aller Senkungsperioden wahrscheinlich, und zwar vielleicht hauptsächlich dadurch, dass der Golfstrom tiefer in den sinkenden Kontinent eindrang und sein Wasser wärmer als vorher und gegenwärtig war, wodurch ja auch die Vermehrung der Niederschläge, welche die Ursache der Vergrösserung des Eises war, herbeigeführt wurde, über ihren gegenwärtigen Stand erhöht wurde, ebenso wie die Sommertemperatur, welche im Beginne der grössten der kalten Perioden vielleicht auch erhöht wurde, unter ihren heutigen Stand, zum Teil wahrscheinlich bedeutend, herabgedrückt wurden.[21])

Selbstverständlich blieb die Klimaänderung während der Periode der Ancylussenkung nicht ohne Einfluss auf die Pflanzenwelt, wie schon im vorigen Abschnitte angedeutet wurde. Nur wenig Bedeutung hatten wohl die Abnahme der Sommerwärme und die Zunahme der sommerlichen Niederschläge, da damals nur wenige Formen in Skandinavien wuchsen, welche höhere Anforderungen an sommerliche Wärme und Trockenheit stellen. Viel mehr Bedeutung hatte dagegen die Zunahme der Wintertemperatur; namentlich die Zeitabschnitte, in denen im Winter auf längere wärmere regenreiche Perioden Frostperioden folgten,[22]) werden für die Formen der ersten Gruppe, vorzüglich für diejenigen der ersten Untergruppe, sehr verderblich gewesen sein.[23]) Diese ungünstigen Einwirkungen des Klimas der zweiten Phase der fünften kalten Periode lassen sich nicht wie diejenigen der Zeit der postglacialen Senkung an der Art der Verbreitung der Gewächse Skandinaviens erkennen, denn die bedeutenden Veränderungen, welche deren Gebiete in der Folgezeit erlitten haben, haben ihre Spuren entweder sehr verwischt oder vollständig getilgt. Während des Anfangs- und des Endabschnittes der Periode fand ohne Zweifel eine sprungweise Einwanderung einer grösseren Anzahl an ein Klima

ohne Extreme angepasster Formen, vorzüglich Sumpf- und Wasserpflanzen, nach Skandinavien statt. Einige von diesen sind wohl schon wieder während der Klimax der Periode, die meisten sind aber in der sich an die Periode der Ancylussenkung anschliessenden ersten heissen Periode vernichtet worden; es ist deshalb nicht möglich, anders als auf Grund von fossilen Resten etwas Bestimmtes darüber auszusagen, welche Formen in der Periode der Ancylussenkung nach Skandinavien eingewandert sind.

Wie nach dem Maximum der mit der Entwicklung der grossen Eisdecke der ersten Phase der kalten Periode verbundenen und wahrscheinlich durch sie veranlassten sog. spätglacialen Senkung, so erfolgte wohl auch nach demjenigen der Ancylussenkung schnell ein Ansteigen Skandinaviens und damit eine fortschreitende Verkleinerung des Ancylusseees, der wahrscheinlich während des Maximums der Senkung Abflussrinnen an der Stelle des heutigen Sundes und der Belte erhalten hatte, welche sich beim weiteren Ansteigen des Gebietes und in späterer Zeit auch infolge der andauernden Senkung des Seespiegels bei der fortschreitenden Austrocknung des Seees immer mehr vertieften. Zu der durch Krustenbewegung verursachten Verkleinerung des Ancylusseees trat nämlich im Laufe der Zeit eine Verkleinerung desselben infolge anhaltender Zunahme der Verdunstung des Seewassers und anhaltender Abnahme des Zuflusses hinzu, welches beides dadurch, dass der Charakter des Klimas ein immer kontinentalerer wurde, die Niederschläge immer mehr abnahmen und die Sommerwärme immer mehr zunahm, verursacht wurde. Die Abnahme des Wassers des Seees erreichte schliesslich einen solchen Umfang, dass nur noch die tiefsten Einsenkungen seines Beckens mit Wasser gefüllt blieben, vom Ancylussee also nur eine Anzahl von grösseren Landseeen übrig blieb, zwischen denen breite Landbrücken die Landstriche an der Ost- und der Südküste der heutigen Ostsee — nebst den diesen vorgelagerten, damals mit dem Festlande zusammenhängenden Inseln — mit Schweden, den schwedischen Inseln und Bornholm verbanden.[24]) Im Norden verband die beiden Ostseeküsten, von denen die finnische wohl längs des ganzen bottnischen Busens weit nach Westen verschoben war, ungefähr in der Mitte des bottnischen Busens eine breite Landbrücke, deren Mitte die Gegend des Ost- und Westquarkes[25])

bildete. Nördlich und vorzüglich südlich von dieser Brücke, welche ich im Folgenden der Kürze wegen Quarkenbrücke nennen will, blieben im Becken des bottnischen Busens wahrscheinlich grössere Seeen erhalten. Im Süden des bottnischen Busens waren ohne Zweifel die Ålands-Inseln unter sich und mit dem südwestlichen Finnland verbunden. Im Westen erhielt sich zwischen dem dadurch entstandenen breiten Vorsprunge des südwestlichen Finnlands und der schwedischen Küste wohl ein See, doch stand der Vorsprung ohne Zweifel nördlich dieses Seees und vorzüglich südlich von ihm durch je eine Landbrücke, von denen die südliche in südwestlicher Richtung nach der Gegend von Stockholm verlief, mit Schweden in Verbindung; die nördliche Brücke will ich Nord-Ålands-, die südliche Süd-Ålands-Brücke nennen. Die Insel Gotland umgab wohl auch während des höchsten Standes der Austrocknung des Ancylusseees im Osten und wahrscheinlich auch im Westen und Nordwesten ein See oder — vorzüglich im Westen — eine Reihe von Seeen. Zwischen diesen führte im Norden wohl nur eine schmale Brücke — die nordgotländische Brücke — hindurch über Fårö, Gotska Sandön und Kopparstenarne nach dem Westende der Süd-Ålandsbrücke, während Gotland im Süden in der Gegend der Hoborg-Bank mit einer wenigstens streckenweise sehr breiten Landbrücke in Verbindung stand, welche den westlichen Teil der Küste Westpreussens und die Küste Hinterpommerns über die Stolper- und Mittelbank mit dem Süden Oelands und der Küste Blekinges verband — diese nenne ich Mittelbankbrücke. Die Insel Oeland war in ihrer ganzen Länge mit der Halbinsel verbunden. Der ganze Westen der Ostsee von der Insel Bornholm im Osten an, das Beltenmeer sowie das ganze Kattegat oder wenigstens sein grösserer südlicher Abschnitt bis zur Breite der Insel Läsö nach Norden lagen trocken, die dänischen Inseln bildeten unter sich sowie mit der cimbrischen Halbinsel, den Küstenländern östlich von dieser bis über die Odermündungen hinaus nach Osten, der Insel Rügen und der skandinavischen Halbinsel ein Festland; diese ausgedehnte Landbrücke bezeichne ich als erweiterte dänische Brücke. Der nördliche Teil des Skager Raks sowie der anstossende Teil der Nordsee bildeten wohl auch noch im trockensten Abschnitte der Austrocknungsperiode einen die Südküste Norwegens umgebenden See, während der Boden der übrigen Nordsee

bis über die Breite der Shetland-Inseln hinaus nach Norden — sowie derjenige des englischen Kanales und des grössten Teiles der Meeresräume zwischen Grossbritannien und Irland — damals wohl höchstens noch kleine Seeen trug.[26]) Er war aber von einer Anzahl von wenigstens periodisch recht wasserreichen Flussthälern durchschnitten, von denen das in der Nähe der Ostküste Grossbritanniens verlaufende Rhein-Maas-Scheldethal, welches sämtliche nach Osten fliessende Ströme Grossbritanniens aufnahm, sowie das in der Nähe der Westküste der cimbrischen Halbinsel und Südnorwegens verlaufende Ems-Weser-Elbethal die grössten waren. Das letztere nahm auch den Abfluss des Ostseebeckens auf,[27]) dessen einzelne Seeen, in welche die Ostseeflüsse mündeten, unter einander durch Ströme in Verbindung standen.[28])

3.

Dass die Trockenlegung der Skandinavien von den Nachbarländern im Osten, Süden und Westen trennenden Meere in der heissen Periode wirklich eine so bedeutende war, wie im Vorstehenden behauptet wurde, dass Skandinavien also durch eine Anzahl breiter Landbrücken mit seinen Nachbarländern verbunden war, und dass nicht einzig die dänische und im Norden die finnische Landbrücke nördlich des bottnischen Meerbusens wie bereits seit einem frühen Abschnitte der kalten Periode eine schrittweise Einwanderung nach Skandinavien ermöglichten, lässt sich meines Erachtens mit fast vollständiger Sicherheit beweisen.

*

Auf den Inseln Oeland und Gotland — nebst den benachbarten kleinen Inseln Fårö, Lilla und Stora Karlsö sowie Gotska Sandön — wachsen mehrere, der skandinavischen Halbinsel meist fehlende Formen der zweiten Gruppe, welche teilweise nur schrittweise, teilweise schrittweise und in ganz kleinen Sprüngen zu wandern vermögen und selbst einen schmalen Meeresarm von wenigen Kilometern Breite, wie die engsten Stellen des Kleinen Beltes, wohl nicht zu überspringen vermögen, welche also wohl nur über eine Landbrücke nach diesen Inseln und der skandinavischen Halbinsel, soweit sie auf letzterer vorhanden sind oder vorhanden waren, gelangt sein können. Es sind dies:

	Vorkommen:	
	auf den Inseln	auf der Halbinsel
Ranunculus illyricus L.	Oeland	—
Adonis vernalis L.	Gotland, Stora Karlsö, Oeland	—
Oxytropis pilosa (L.)	Gotland, Fårö, Gotska Sandön	Oestergötland, Småland
Inula ensifolia L. [29])	Gotland	—
Lactuca quercina L.	Lilla Karlsö	(vgl. weiter unten).

Keine dieser fünf Arten besitzt an ihren Keimen (Früchten oder Samen) Einrichtungen für einen Transport durch Tiere, vorzüglich Vögel.[30]) Ausserdem wächst keine, mit Ausnahme von *Lactuca,* an Orten, an denen sich Vögel und Säugetiere aufhalten, welche weitere Wanderungen unternehmen. *Lactuca,* welche vielfach im Walde wächst, in welchem sich infolge seines Reichtums an Beeren oder Steinfrüchte tragenden Bäumen, Sträuchern und Kräutern Drosselarten auf ihrem Zuge aufhalten, hat dort keine Gelegenheit, ihre Früchte durch nasse zähe Bodenmasse — anders haften sie wohl nicht — an den Körper dieser Vögel so fest anzuheften, dass diese die Früchte über weite Strecken verschleppen können. *Inula* und *Lactuca* besitzen zwar Pappi an den Früchten, doch scheinen mir diese nicht geeignet zu sein, um die recht schweren Früchte längere Zeit schwebend zu erhalten. Zudem wächst *Lactuca* meist an Oertlichkeiten, an denen ihre Früchte durch den Wind nicht leicht in einem Zuge in höhere Luftschichten erhoben werden können, was meines Erachtens eine notwendige Bedingung für einen Windtransport schwererer Keime über weitere Strecken ist. Die recht schweren und grossen Samen und Früchtchen der übrigen Arten können vom Winde schwebend wohl nur sehr kurze Strecken fortgeführt werden. Auch das erscheint mir ganz unwahrscheinlich, dass die Früchtchen und Samen dieser Arten sowie die Früchte der beiden Kompositen, und zwar die Samen von *Oxytropis* noch in den Hülsen und diese vielleicht noch in Verbindung mit grösseren Stücken der trockenen oberirdischen Teile der Mutterpflanzen, durch den Wind im Winter auf der Eisdecke[31]) des Sees nach den Inseln und der Halbinsel hingerollt oder hingeschoben, über kurze Strecken wohl

auch schwebend hinweggetragen sind. An einen Transport der Keime durch Strömungen oder durch die vom Winde an der Oberfläche des Ancylusseees erregten Wellen von den Süd- und Ostküsten nach den Inseln und der Halbinsel lässt sich garnicht denken.

Alle fünf Arten können nur aus den Erhaltungsgebieten im Südosten durch Mitteleuropa oder das angrenzende Osteuropa nach der Ostsee vorgedrungen sein[32]) und haben deren Becken meines Erachtens auf der Mittelbankbrücke überschritten. Mit ziemlicher Bestimmtheit lässt sich das letztere allerdings nur bei *Inula ensifolia* behaupten — vorausgesetzt natürlich, dass auf Gotland wirklich die echte Pflanze vorkommt —, doch ist es bei *Ranunculus illyricus* und *Lactuca quercina* nicht wahrscheinlich, dass sie über die dänische Brücke, selbst zu der Zeit, als diese ihre weiteste Ausdehnung nach Osten bis Bornholm, Pommern und Westpreussen besass, nach der Halbinsel und erst von dort über eine Landbrücke nach den Inseln gewandert sind. Gleich wenig wahrscheinlich erscheint es mir, dass beide Arten über die Süd-Ålandsbrücke nach der Halbinsel und von dort nach den Inseln gewandert sind. Aber zugegeben, dass es bei allen Arten, selbst bei *Inula ensifolia*, unentschieden bleiben muss, auf welchem Wege sie nach Skandinavien gewandert sind, soviel steht fest, dass sie nach der Halbinsel und nach den Inseln nur auf Landbrücken gelangt sein können.[33]) Nehmen wir an, sie wären über die dänische Brücke, deren, und zwar schon frühzeitige, Existenz ja auch von den skandinavischen Pflanzengeographen und Geologen zugegeben wird, nach der Halbinsel gelangt, so könnten sie von dort nach Oeland, welches wohl seiner ganzen Länge nach mit der Halbinsel zusammenhing, da der sich nirgends über 40 m vertiefende Meeresarm, welcher es von dieser scheidet, wahrscheinlich vollständig ausgetrocknet war, an vielen Stellen von der diesem gegenüberliegenden schwedischen Küste, nach Gotland und den benachbarten Inseln aber wohl nur entweder über die nordgotländische Brücke oder über den nördlichen Teil der Mittelbankbrücke und die Gegend der Hoborgbank nach der Südspitze der Insel — ich will diese Verbindung als südgotländische Brücke bezeichnen — gelangt sein. Wenn die nordgotländische Brücke bestand, so bestanden auch, wie ein Blick auf die Tiefenkarte lehrt, die südgotländische Brücke sowie eine Verbindung zwischen der Mittelbank, der Stolper-

bank und der gegenüberliegenden pommersch-preussischen Küste. Die zuletzt genannte Verbindung war aber ohne Zweifel auch vorhanden, wenn nur die südgotländische Brücke — deren Existenz nicht bezweifelt werden kann —, aber nicht auch die nordgotländische Brücke bestand. Immerhin kann sie aber zwischen Stolper- und Mittelbank schmäler gewesen sein als die südgotländische Brücke zwischen Südöland und Mittelbank sowie zwischen Mittelbank und Hoborgbank. Denn die Isobathe von 60 m des östlich von der Mittelbank gelegenen Beckens macht südlich von dieser eine Ausbuchtung nach Westen und nähert sich bedeutend, bis auf 9,5 km, der Isobathe von 60 m des südwestlich von der Mittelbank, östlich von der Insel Bornholm gelegenen Beckens, und ausserdem ist der schmale Damm zwischen Stolper- und Mittelbank sehr niedrig — an manchen Stellen beträgt die dortige Meerestiefe 58 m[34]) —. Trotzdem glaube ich, dass man an der Existenz dieser Brücke nicht zweifeln kann. Wenn aber diese Brücke, oder wenn auch nur die südgotländische Brücke bestand, und dass dies der Fall war, daran lässt sich, wie soeben gesagt, nicht zweifeln, denn eine Landbrücke zwischen Gotland und dem Festlande muss bestanden haben, so müssen auch die Quarken- und die Süd-Ålands-Brücke vorhanden gewesen sein.[35]) Denn zwischen der Küste des südwestlichen Finnlands und der Küste von Södermanland ist ein streckenweise recht breiter Meeresteil vorhanden, dessen Tiefe nicht 40 m, streckenweise sogar noch nicht 20 m erreicht; noch breiter ist der sich nicht bis auf 40 m vertiefende Meeresteil in der Gegend des Nordquarkes. Viel bedeutendere Tiefen besitzt dagegen das Gebiet der vermuteten Nord-Ålandsbrücke; hier scheint sich das Meer stellenweise bis auf 100 m zu senken.

Die Mittelbankbrücke sowie die südgotländische Brücke müssen bereits zu einer Zeit bestanden haben, als sich noch zusammenhängende oder fast zusammenhängende Wälder — wenn auch nur Uferwälder[36]) — auf dem Boden des Ostseebeckens auszudehnen vermochten. Denn *Lactuca quercina* war in der heissen Periode wohl nicht im stande, anders als im Schatten von Bäumen oder höheren Sträuchern zu wachsen. Vielleicht floss damals die Weichsel auf dem Beckenboden bis zur Stolperbank und vereinigte sich hier mit dem Abflusse oder den Abflüssen der grossen Gotland umgebenden Seeen, oder diese

ergossen sich ebenso wie die Weichsel in den See, welcher sich im Südwesten der Mittelbank erhielt, und in den Uferwäldern dieser Ströme oder der Ströme und des Seees, in welchen diese mündeten, ist *Lactuca* vielleicht wie manche andere ähnlich angepasste Art nach Skandinavien gewandert. Im Weichselgebiete scheint sie jetzt allerdings nicht mehr nördlich der galicischen Grenze vorzukommen; sie wächst aber auch im Odergebiete nur bei Bernstadt im Gebiete der Görlitzer Neisse und fehlt auch in den Flussgebieten weiter im Westen in der Nähe der Ostsee.[37]) Nach Ausgang des heissesten Abschnittes kann *Lactuca* aber nicht nach Skandinavien gewandert sein.[38])

Bei zwei anderen Arten der Inseln Oeland und Gotland, welche aber auch auf dem skandinavischen Festlande wachsen, nämlich bei:

	Vorkommen:	
	auf den Inseln	auf der Halbinsel
Gypsophila fastigiata L.	Gotland, Fårö (früher auch auf Stora Karlsö), Oeland	Dalarne, Schonen
Peucedanum Oreoselinum (L.)	Oeland	Schonen (auch Bornholm)

welche nach Skandinavien ebenfalls nur schrittweise gewandert sein können,[39]) scheint es mir am meisten wahrscheinlich zu sein, dass sie nach den Inseln, *Gypsophila* auch nach dem südlichen Teile der Halbinsel, über die Mittelbankbrücke gewandert sind, obwohl sie nach den Inseln sehr wohl auch oder sogar ausschliesslich über die südgotländische Brücke von der Halbinsel und nach dieser über die erweiterte dänische Brücke — *Peucedanum* — und die Ålandsbrücken — beide Arten — gewandert sein können. Dass sie wirklich auf den zuletzt genannten Strassen nach der Halbinsel gelangt sind, scheint mir sehr wahrscheinlich zu sein. Denn *Gypsophila* wächst auf der Halbinsel ausser in Schonen nur noch in Dalarne, und es wäre merkwürdig, dass sie sich, wenn sie nach diesen beiden Gegenden von der Endigung der Mittelbankbrücke oder derjenigen der dänischen Brücke gelangt wäre, nicht irgend wo in dem Zwischenraume zwischen Schonen oder Blekinge und Dalarne erhalten hätte, während es, wenn man annimmt, dass

sie in die zuletzt genannte Landschaft über die Ålandsbrücken oder eine von diesen gewandert ist, nicht merkwürdig erscheint, dass sie in der ersten kühlen Periode in der Nähe der Endigung der Ålandsbrücken ausgestorben ist und sich nur weiter im Innern, vielleicht an einer besonders günstigen Oertlichkeit, erhalten hat. Nach Schonen ist sie wahrscheinlich von der Mittelbankbrücke gelangt. *Peucedanum* kommt auf der Halbinsel nur in Schonen vor. Dies würde nicht gegen eine ausschliessliche Einwanderung desselben nach der Halbinsel über die Mittelbankbrücke sprechen; da es aber auch auf Bornholm sowie in Neuvorpommern, in Mecklenburg, bei Lübeck und an einigen Oertlichkeiten in Holstein wächst, so scheint mir die Annahme einer Einwanderung über die dänische Brücke die wahrscheinlichere zu sein.

Die beiden auf den schwedischen Inseln vorkommenden *Ranunculaceen*:

	Vorkommen:	
	auf den Inseln	auf der Halbinsel
Anemone silvestris L.	Oeland, Gotland, Färö	—
Pulsatilla patens (L.)	Gotland	Ångermanland

sind nach diesen wahrscheinlich entweder direkt über die Mittelbankbrücke oder erst von der Halbinsel, nach welcher sie über die Ålandsbrücken oder sogar über die Quarkenbrücke gewandert waren, gelangt. Für eine Wanderung wenigstens der zweiten Art über eine von diesen beiden nördlichen Brücken spricht, dass sie in Ångermanland, und zwar nicht sehr weit von der Endigung der Quarkenbrücke entfernt, vorkommt. Auch im südlichen Finnland wächst sie, während *Anemone silvestris,* welche der skandinavischen Halbinsel fehlt, östlich von der Ostsee in deren Nähe erst in Ingermanland vorkommt. Doch kann das Vorkommen beider Arten in Skandinavien nicht als ein sicherer Beweis für das ehemalige Bestehen einer der nördlichen Landbrücken angesehen werden, da sie auch sprungweise nach Skandinavien gewandert sein können.[40]) Die Früchtchen beider können sich nämlich, und zwar diejenigen von *Pulsatilla* mittels ihres langen, behaarten Griffels, diejenigen von *Anemone* mittelst der langen, weichen

Haare, welche die Oberfläche des ganzen Früchtchens bedecken, wahrscheinlich fest an den Körper von Säugetieren und Vögeln anheften und von diesen weit verschleppt werden. *Anemone* wächst zudem nicht selten an Stellen, wo sich Drosseln auf ihrer Wanderung aufhalten; allerdings sind zur Zeit, wenn diese nach Norden wandern, die Früchtchen längst abgefallen und ihre Haare wohl meist verdorben. Trotzdem möchte ich weder bei ihr noch bei *Pulsatilla* an eine sprungweise Einwanderung denken. Wären sie, vorzüglich *Pulsatilla*, sprungweise eingewandert, so würde ihre Verbreitung in Skandinavien wohl eine von der jetzigen wesentlich abweichende sein.

Noch weniger als das Vorkommen dieser beiden *Ranunculaceen* in Skandinavien kann dasjenige von *Silene viscosa (L.)* in diesem Lande als Beweis für die frühere Existenz einer Landbrücke zwischen ihm und den Nachbarländern angesehen werden. Denn die in Skandinavien (auf Oeland, Stora Karlsö[41]) sowie an der Küste von Blekinge bis Upland) vorkommenden Individuengruppen dieser Art sind ebenso wie die in Dänemark (auf Seeland nebst anliegenden Inseln, auf Laaland und Fünen nebst anliegenden Inseln sowie in Jütland) und in Pommern (an der Nordwestküste der Insel Rügen und auf Hiddensee) wachsenden an das Leben am Seestrande angepasst; die Art kann also sehr wohl durch Schwimm- und Watvögel nicht nur im westlichen Teile des Ostseegebietes ausgebreitet worden sein, sondern auch in diesen, und zwar von Osten, von den russischen Ostseeküsten, eingeführt worden sein. Dass sie heute an den russischen Küsten in dieser Anpassung nicht mehr vorkommt,[42]) spricht nicht gegen diese Annahme, denn die Strandform kann an ihnen ausgestorben sein. Würde sich allerdings nachweisen lassen, dass dies nicht der Fall ist, so würde das Vorkommen dieser Art, deren binnenländische Form nur schrittweise zu wandern vermag, in Skandinavien ein sicherer Beweis für das ehemalige Bestehen mindestens der Ålandsbrücken oder einer von ihnen sein. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass sie über diese Brücken aus den russischen Küstenländern der Ostsee[43]) schrittweise nach Skandinavien gewandert ist. Hier hat sie sich in der heissen Periode wahrscheinlich ausgebreitet, ist dann aber in der auf die heisse Periode folgenden ersten kühlen Periode[44]) bis auf eine[45]) Stelle am Seestrande ausgestorben, wo sie deshalb erhalten blieb, weil es ihr

gelang sich vollkommen an die Natur dieser Oertlichkeit anzupassen. Von hier hat sie sich später, wahrscheinlich vorzüglich mit Hülfe von strandbewohnenden Vögeln, ausgebreitet. Wo ihre Anpassung stattfand, und somit, wo der Ausgangspunkt ihrer Neuausbreitung liegt, lässt sich nicht sagen. Meines Erachtens ist diese Oertlichkeit aber nicht an der Südküste der Ostsee zu suchen. Denn wenn die Pflanze nach dieser vor ihrer Neuausbreitung, in der heissen Periode, von Süden, Südosten oder Osten gewandert wäre, so würde sie sich wohl auch irgend wo weiter im Inlande erhalten und wohl auch an der Küste weiter ausgebreitet haben. Die Stelle liegt entweder in Schweden oder in Dänemark.

Während sich aus dem Vorkommen der drei soeben behandelten Arten in Skandinavien somit nichts bezüglich einer früheren Landverbindung zwischen Skandinavien und den östlichen und südlichen Küstenländern der Ostsee östlich von der dänischen Brücke erschliessen lässt, lässt sich meines Erachtens das Vorkommen von drei anderen Arten auf der Halbinsel — aber nicht auf den Inseln — als weiterer sicherer Beweis für eine solche Landverbindung ansehen. Es sind dies:

	Vorkommen:	
	auf der Halbinsel	in den Küstenländern im Süden und Osten der Ostsee
Dianthus arenarius L.	Schonen, Blekinge,[46]) Halland, Bohuslän[47])	Nach Westen bis zur Oder: Frankfurt, Schwedt, Passow, Garz, Greifenhagen, Stettin (bis Bismark), Usedom und Wolgast; westlich von der Oder etwas weiter von ihr entfernt noch bei Fürstenberg in Mecklenburg[48])
Draba nemorosa L.	im Osten von Södermanland bis Gestrikland ausserdem in Medelpad u. Ångermanland, in Wermland, Nerike, Westmanland, Dalarne, in Süd-Norwegen bei Kongsberg (früher)	südliches Finnland, Ingermanland, russ. Ostseeprovinzen nach Westen bis Kurland; in Mitteleuropa im Weichselgebiete Polens u. Galiziens (ob auch in d. Provinz Posen in den Kreisen Inowrazlaw und Strelno spontan?)[49]) sowie im Donaugebiete in unbedeutender Verbreitung in Mähren u. Niederösterreich

	Vorkommen:	
	auf der Halbinsel	in den Küstenländern im Süden und Osten der Ostsee
Astragalus arenarius L.	Schonen[50])	nach Westen bis Nauen, Kremmen, Mirow, N.-Strelitz

Bei *Draba* ist meines Erachtens die Annahme einer Wanderung über die dänische Landbrücke vollständig ausgeschlossen, bei den beiden anderen Arten ist sie wenig wahrscheinlich. Dagegen können *Dianthus* und *Astragalus* sehr wohl über die Mittelbankbrücke gewandert sein, obwohl sie den grossen Inseln[50]) fehlen.[51]) Es erscheint mir die Annahme einer Einwanderung über diese Brücke und späteren Aussterbens auf den grossen Inseln infolge ungünstiger Bodenverhältnisse — beide Arten bewohnen an Salzen, vorzüglich Kalksalzen armen Boden, während der Boden der Inseln meist sehr kalkreich ist — viel wahrscheinlicher als diejenige einer Einwanderung über die Ålands- oder Quarkenbrücke,[52]) einer Wanderung von deren Endpunkten nach Süden und eines späteren Aussterbens nördlich von Schonen — *Astragalus* — bezw. von Bohuslän und Blekinge — *Dianthus* —. Die, wie soeben erwähnt, auch in Süd-Finnland vorkommende *Draba nemorosa* ist dagegen wahrscheinlich über die beiden nördlichen Landbrücken oder über eine von ihnen, aber nicht über die Mittelbankbrücke gewandert; auch die Annahme einer Einwanderung nördlich des bottnischen Meerbusens scheint mir wenig wahrscheinlich zu sein.

Zu den Arten, deren Vorkommen in Skandinavien als Beweis für das ehemalige Bestehen der Mittelbankbrücke oder einer weiter nördlich gelegenen Landbrücke angeführt werden kann, würde auch *Lavatera thuringiaca L.* gerechnet werden müssen, wenn feststände, dass ihr Vorkommen auf der skandinavischen Halbinsel, und zwar in Upland, Westmanland, Södermanland, Nerike, Oestergötland und Halland ein spontanes ist.[53]) Bei ihr, die nur schrittweise wandern kann, lässt sich gar nicht an eine Wanderung über die dänische Brücke denken. Denn in Mitteleuropa ist sie in spontanem Zustande westlich vom Elbegebiete nur im Maingebiete — früher — beobachtet worden; nördlich vom Maingebiete kommt sie spontan nicht vor. Mir scheint die

Annahme einer, und zwar wahrscheinlich ausschliesslichen Wanderung über die Ålandsbrücken oder eine von ihnen und eines Vordringens von deren Endpunkten nach Südwesten am wahrscheinlichsten. Das Fehlen in Finnland und Ingermanland spricht nicht dagegen. Wenn sie über die Mittelbankbrücke gewandert wäre, so würde sie zweifellos nach Gotland und Oeland gelangt sein und würde sich sicher auf diesen und wohl auch in Blekinge und Schonen erhalten haben.

Im Gegensatz zu den vier zuletzt betrachteten Formen kann *Stipa pennata L.*,[54]) welche den Inseln ebenfalls fehlt und auf der Halbinsel nur in Westergötland[55]) wächst, sprungweise, und zwar durch Vermittlung von Vögeln oder Säugetieren, denen ihre mit langen behaarten Grannen versehenen Früchte fest anhaften können, nach Skandinavien eingewandert sein. Ich glaube jedoch,[56]) dass auch sie schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen, und zwar über die Mittelbankbrücke, eingewandert ist.

Man kann versucht sein, als einen ziemlich sicheren Beweis für das ehemalige Vorhandensein einer oder mehrerer Landbrücken östlich von der erweiterten dänischen Landbrücke auch das Vorkommen von vier Arten, nämlich von *Carex obtusata Liljebl.*, *Potentilla fruticosa L.*, *Artemisia rupestris L.* und *A. laciniata Willd.*, auf den schwedischen Ostseeinseln und dem schwedischen Festlande[57]) anzusehen. Einen solchen Beweis würde das Vorkommen dieser Arten in der That liefern, wenn einzig die Möglichkeit bestände, es auf Einwanderung von Individuengruppen, welche bereits in der fünften kalten Periode eine ähnliche klimatische Anpassung besassen wie die gegenwärtig in Skandinavien wachsenden, während der heissen Periode zurückzuführen. Denn in diesem Falle müsste die Einwanderung aus dem Osten oder Südosten erfolgt sein, wo allein diese Arten in einer solchen Anpassung bei Beginn der ersten heissen Periode vorgekommen sein können,[58]) und könnte wohl nur schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen vor sich gegangen sein, da die Früchte bezw. (*Potentilla*) Früchtchen der Arten wahrscheinlich[59]) keine besonderen Einrichtungen für einen Transport durch Tiere oder Wind besitzen, und die Arten meist an Oertlichkeiten wachsen, an denen die Keime keine Gelegenheit haben, sich durch nasse Bodenmasse an den Körper von Tieren anzuheften, und wo sich in der Regel wohl auch keine Tiere aufhalten,

welche weitere Wanderungen unternehmen.[60]) Es besteht aber noch eine andere Möglichkeit, nämlich die, dass diese Gewächse in das Ostseegebiet in der fünften kalten Periode in Anpassung an kaltes Klima eingewandert sind, sich später, in der heissen Periode, den veränderten klimatischen Verhältnissen angepasst und dann in dieser neuen Anpassung ausgebreitet haben. Allerdings müsste man in diesem Falle bei *Potentilla* und *Artemisia rupestris,* welche auf beiden Seiten der Ostsee — in Skandinavien nur auf den Inseln — vorkommen, sowie bei *Carex obtusata,* welche auf der skandinavischen Halbinsel und auf Oeland wächst, annehmen, dass sie die Ostsee bezw. den Kalmarsund in ihrer neuen Anpassung überschritten haben, falls man nicht annehmen will, dass die Neuanpassung der Arten, wenn auch nicht an allen ihren heutigen Wohnstätten, so doch wenigstens auf beiden Seiten der Ostsee bezw. des Kalmarsundes stattgefunden habe. Gegen eine Einwanderung der vier Arten in das Ostseegebiet in der heissen Periode und für ihre Einwanderung dorthin in der kalten Periode spricht der Umstand, dass sie, während ihre Wohnstätten im Ostseegebiete soweit von den nächsten weiter im Osten und Südosten in Russland gelegenen entfernt sind, alle mit Ausnahme von *Potentilla* im Süden und Südwesten ihrer Wohnstätten im Ostseegebiete, im südlicheren Mitteleuropa, in — zum Teil viel — geringerer Entfernung in mehreren, recht weit auseinander liegenden Gegenden auftreten, in denen sie in ihrer heutigen Anpassung ebenso wie im Ostseegebiete erst seit der heissen Periode leben können, wohin sie aber wie in jenes schon in der kalten Periode eingewandert sein können und wo sie sich ihre heutige Anpassung nach deren Ausgange erworben haben können. Wenn sie nach dem südlicheren Mitteleuropa sowie nach dem Ostseegebiete in der heissen Periode eingewandert wären, so könnte, wie soeben gesagt wurde, diese Wanderung wahrscheinlich nur schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen erfolgt sein. Sollte aber doch ein Transport der Keime direkt aus dem südöstlichen Russland nach jenen Gebieten des Westens stattgefunden haben, so könnte er wohl nur je einmal stattgefunden haben; die Arten könnten durch ihn also nur an je eine der Wohnstätten ihres westlichen Gebietes gelangt sein und müssten sich von dieser nach den übrigen ausgebreitet haben. In diesem Falle wäre es sehr merkwürdig, dass

sie sich nur im westlicheren Teile Europas ausgebreitet hätten, aber nicht wieder nach dem östlichen Europa zurückgewandert wären. Die Annahme aber einer solchen Rückwanderung und eines späteren Aussterbens während der schon mehrfach erwähnten ersten kühlen Periode in dem Zwischenraume zwischen dem heutigen östlichen und dem westlichen Gebiete würde bei einer Art wohl zulässig sein, bei allen vier Arten muss sie jedoch durchaus unwahrscheinlich erscheinen. Wenn die Arten aber schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen nach dem westlichen Europa gelangt sind, so müssen sie die Gebiete ihrer heutigen grossen Lücken zwischen diesem und dem mittleren und östlichen Russland durchwandert haben, und diese müssen auf späteres Aussterben in der kühlen Periode zurückgeführt werden. Ein so weites Aussterben würde schon dann recht auffällig sein, wenn sich jede Art nur in einer Gegend des Westens erhalten hätte; keine Form, von welcher man mit Bestimmtheit annehmen kann, dass sie in der heissen Periode aus dem südöstlichen Russland nach den westlicheren Teilen Mitteleuropas eingewandert ist, besitzt so weite Lücken.[61]) Noch auffälliger würde es aber in unserem Falle sein, da jede der Arten in ihrem westlichen Wohngebiete in mehreren, *Potentilla* in zwei, die übrigen in mindestens je drei Gegenden,[62]) welche allerdings zum Teil in jener kühlen Periode klimatisch verhältnismässig sehr begünstigt waren, zum Teil sogar zu den damals in Mitteleuropa am meisten begünstigten gehören, wie das Ueberleben zahlreicher sicherer, recht empfindlicher Einwanderer der heissen Periode in ihnen beweist, erhalten geblieben sein müssten.[63]) Denn in späterer Zeit, in der zweiten heissen Periode, die im Folgenden eingehend betrachtet werden wird, können sich die Arten zwar in den einzelnen Gegenden, in welchen sie vorkommen, ausgebreitet haben — und sie haben sich in der That in ihnen ausgebreitet —, aber sie können in ihr nicht aus je einer Gegend durch schrittweise Wanderung, welche wir auch für diese Periode für den grössten Teil der durchwanderten Strecke annehmen müssten, in die anderen gelangt sein. So weite Wanderungen sind aus dieser Periode nicht nachgewiesen. Es liesse sich garnicht einsehen, warum für die vier Arten, welche alle, wie ihr Vorkommen in drei Erdteilen unter recht verschiedenen Verhältnissen beweist, sehr anpassungsfähig sind, das Gebiet der grossen Lücke zwischen ihrem

westlichen und ihrem russischen Gebiete, in welchem sich doch zahlreiche Formen mit ähnlicher Anpassung erhalten haben, so viel ungünstigerer gewesen sein sollte als ihr westliches Gebiet, vorzüglich die Ostseeprovinzen, wo nur recht wenige empfindlichere sichere Einwanderer der heissen Periode vorkommen, dass sie sich in ihm nirgends zu erhalten vermochten, während sie in jenem sämtlich an mehreren Stellen erhalten blieben. Trotzdem ist es durchaus nicht völlig ausgeschlossen, dass die Arten doch aus dem südöstlichen Russland in der heissen Periode nach ihrem westlichen Gebiete gewandert sind, dass sie, wie ein grosser Teil der übrigen in diesem Kapitel behandelten Formen, den östlichen Teil des Ostseebeckens auf einer oder mehreren Landbrücken überschritten haben und teils, so die *Artemisia*-Arten und *Potentilla*, mindestens bis nach den Inseln Gotland und Oeland, teils, so *Carex obtusata*, bis nach der skandinavischen Halbinsel vorgedrungen sind, und dass sie in der gleichen Periode ausserdem bis nach dem mittleren Elbegebiete, vom Havelgebiete bis zum Unstrutgebiete und zur Gegend von Leipzig, sowie nach Niederösterreich gelangt sind; dass sie darauf in der ersten kühlen Periode in dem Zwischenraume zwischen den Ausgangsbezirken der Wanderung und den Ostseegegenden bezw. dem mittleren Elbegebiete und Niederösterreich ausgestorben sind, dass sich die *Artemisia*-Arten in den ersteren sowohl in den Ostseeprovinzen — *A. rupestris* — wie auf Oeland — *A. laciniata* und *A. rupestris* — und Gotland — *A. rupestris* —, im Elbegebiete vielleicht nur an einer Oertlichkeit, vielleicht im Unstrutgebiete — beide Arten —, sowie in Niederösterreich — *A. laciniata* — erhalten haben, und in den ersteren an Kalkboden,[64]) im Elbegebiete an schwach salzhaltigen Boden angepasst[65]) und in dieser Anpassung in der zweiten heissen Periode schrittweise und — im Elbegebiete — wohl auch sprungweise[66]) ausgebreitet haben, dass sich *Carex obtusata* in den Ostseegegenden sowohl auf Oeland als auch auf dem schwedischen Festlande[67]) sowie im Elbegebiete bei Friesack und Leipzig, und dass sich *Potentilla fruticosa* in den Ostseegegenden in den russischen Ostseeprovinzen und auf Oeland erhalten hat. Viel ungezwungener als dies scheint mir jedoch die Annahme zu sein, dass die Arten ihre Heimat im arktischen Gebiete oder, und dies scheint mir wahrscheinlicher zu sein, in den oberen Regionen der Hochgebirge des nördlichen

Asiens oder des nördlichen Nordamerikas besitzen, dass sie, wenigstens die *Artemisia*-Arten, ganz oder fast ganz aus den Ursprungsgebieten und klimatisch ähnlichen verschwunden sind,[68]) dass sie alle aber noch bei Beginn der kalten Periode in letzteren, und zwar wahrscheinlich im arktischen Gebiete Skandinaviens oder des angrenzenden Russlands, vorkamen, dass sie in der kalten Periode nach dem Süden, vielleicht, wenigstens *Artemisia laciniata,* bis Niederösterreich schritt- und sprungweise auswanderten, bei der Rückkehr günstigerer klimatischer Verhältnisse von neuem nach dem Norden vordrangen, aber vielleicht, wenigstens teilweise, nur bis nach den südlichen und südöstlichen Ostseegegenden gelangten,[69]) später den grössten Teil ihres im Verlaufe der kalten Periode erworbenen Gebietes wieder verloren und nur in wenigen Gegenden erhalten blieben, in welchen sie sich an das Klima der heissen Periode und in verschiedenartiger Weise an den Boden anpassten. Ueber die Lage der Erhaltungsgebiete kann man sehr verschiedener Ansicht sein. Es ist möglich, dass sich *Carex obtusata* an je einer Stelle im mittleren Elbegebiete und in den Ostseegegenden, *Potentilla fruticosa* in letzterer Gegend, *Artemisia laciniata* an je einer Stelle in Niederösterreich, im Saalegebiete und in den Ostseegegenden und *A. rupestris* in den beiden zuletzt genannten Gegenden erhalten,[70]) neu angepasst und dann von der ursprünglichen Wohnstätte mehr oder weniger ausgebreitet hat. *Artemisia rupestris* und *Potentilla fruticosa* würden also die Ostsee überschritten haben[71]) — ob ihr ursprünglicher Wohnsitz in den russischen Ostseeprovinzen oder in Skandinavien zu suchen ist, würde sich nicht entscheiden lassen —; die beiden *Artemisia*-Arten würden sich im Saalegebiete, wo sie zu Halophyten wurden, von der Erhaltungsstelle, welche wohl in dem einen ihrer heutigen Wohngebiete zu suchen wäre, nach dem anderen ausgebreitet haben, vielleicht sprungweise, aber wohl nicht in der ersten kühlen Periode, in welcher die meisten Halophyten nach Mitteleuropa eingewandert sind und sich in diesem ausgebreitet haben;[72]) *Carex obtusata* würde von der Halbinsel nach Oeland oder, und dies ist, wie bereits gesagt wurde, wahrscheinlicher, in umgekehrter Richtung gewandert sein; von ihren beiden heutigen Wohnstätten im Elbegebiete würde wohl keine als Erhaltungs- und Anpassungsstelle angesehen werden können, sondern diese würde irgendwo im Zwischenraume zwischen beiden Oertlichkeiten gesucht

werden müssen. Dagegen scheint es mir nicht wahrscheinlich zu sein, dass sich die Arten nur an je einer Stelle erhalten und angepasst haben und dass sie von dieser aus nach ihren übrigen heutigen Wohnstätten gelangt sind. Unmöglich wären freilich so weite Wanderungen durchaus nicht, zahlreiche Formen haben in der heissen Periode ganz Mitteleuropa durchquert. Es würde dies aber einen sehr frühzeitigen Beginn der Wanderung, also eine sehr frühzeitige vollkommene Anpassung an das Klima der Periode voraussetzen. Für eine so frühzeitige vollkommene Anpassung eines Einwanderers der kalten Periode an das Klima der heissen Periode und eine so weite — schrittweise und in kleinen Sprüngen stattfindende — Ausbreitung desselben in dieser Periode ist kein sicheres Beispiel bekannt. Auch würde das weite Aussterben in der ersten kühlen Periode — nur hierdurch könnten die grossen Gebietslücken erklärt werden — sehr merkwürdig und ohne weiteres Beispiel sein. Völlig unerklärbar würde es aber sein, warum sich die beiden *Artemisia*-Arten im Saalegebiete nur auf schwach salzhaltigem Boden erhalten konnten, während sie sich im Norden auf Kalkboden zu erhalten vermochten, welchen sie im Saalegebiete zweifellos auch bewohnt haben müssten. Wenn sich die Formen in der heissen Periode also auch nicht soweit, wie man wohl vermuten könnte, ausgebreitet haben, so waren sie damals doch ganz bestimmt viel weiter als gegenwärtig verbreitet; in der ersten kühlen Periode haben sie einen grossen Teil ihres Gebietes verloren, manche ihrer grösseren Lücken sind damals entstanden. Nach dem Ausgange dieser Periode, in der zweiten heissen Periode, haben sich die Formen von neuem ausgebreitet und sich in Skandinavien sämtlich recht bedeutende Lokalgebiete erworben. Weiter im Süden ist die Verbreitung der drei hier vorkommenden Formen jedoch eine viel geringere; entweder vermochten sich diese in der zweiten heissen Periode hier nicht energisch auszubreiten, weil sie sich in der ersten kühlen Periode eine zu spezialisierte Bodenanpassung erworben hatten und diese in der zweiten heissen Periode nicht oder wenigstens nicht vollständig verloren, oder sie breiteten sich damals hier zwar recht bedeutend aus, da die bei der Anpassung während der kühlen Periode erworbenen Eigenschaften latent wurden, verschwanden aber nach Ausgang der zweiten heissen Periode, in der zweiten kühlen Periode, wieder vom grössten Teile des

neu erworbenen Gebietes, da die in der ersten kühlen Periode erworbenen Eigenschaften wieder hervortraten und ihnen ein Weiterleben nur auf Böden mit ganz bestimmten Eigenschaften gestatteten.

Das Auftreten der vier im Vorstehenden behandelten Formen in Skandinavien bietet somit keinen Anhalt für die Beurteilung der Frage nach dem ehemaligen Vorhandensein von Landbrücken östlich von der erweiterten dänischen Landbrücke.

Die übrigen Formen, von denen mit Bestimmtheit angenommen werden kann, dass sie in dieser Periode aus den Ostseeländern nach Skandinavien, und zwar schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen,[73]) gewandert sind, können ihren Weg nach der Halbinsel über die erweiterte dänische Landbrücke genommen haben, auf deren noch vorhandenen Teilen sie meist noch jetzt,[74]) zum Teil allerdings in unbedeutender Verbreitung,[75]) vorkommen. Doch dürfte diese Brücke nur bei wenigen der Formen die einzige Wanderstrasse gebildet haben, manche von ihnen sind wohl sogar vorzüglich weiter im Osten gewandert. Durch die Anwesenheit dieser Arten in Skandinavien wird aber nicht nur bewiesen, dass wenigstens die dänische Landbrücke bestand, sondern, da die meisten Formen auch, einige sogar allein, auf den Ostseeinseln Oeland, Gotland und den kleinen Nachbarinseln — Bornholm war wahrscheinlich ein Teil der Landbrücke selbst — vorkommen, auch, dass diese ehemals mit dem Festlande durch Landbrücken verbunden waren, und damit weiter, dass wenigstens die beiden nördlichen Brücken, deren Gebiet am höchsten liegt, aber wohl auch die Mittelbankbrücke bestanden. Zu diesen Formen gehören z. B. die folgenden: *Koeleria glauca (Schk.), Allium fallax [Don], Anthericus ramosus L., A. Liliago L., Cerastium brachypetalum Desp., Arabis arenosa (L.)?, Potentilla incana Mnch., P. opaca d. deutsch. Aut., Vicia cassubica L., Polygala comosa Schk., Brunella grandiflora [L.], Veronica spicata L., Scabiosa canescens W. K.* und *Inula salicina L.*

**

Dass nun solche Anpassungen von Einwanderern der kalten Periode an höhere Wärme, wie wir sie bei den im Vorstehenden behandelten vier Arten als sehr wahrscheinlich hingestellt haben, wirklich, und zwar nicht nur im südlicheren Mitteleuropa, sondern, wie

bereits im ersten Abschnitte gesagt wurde, auch in Skandinavien stattgefunden haben, dafür lässt sich eine Anzahl sicherer Beispiele beibringen, von denen einige im Folgenden ausführlich behandelt werden sollen.[76])

Draba incana L. wächst auf der skandinavischen Halbinsel in Norwegen von Ostfinnmarken bis zum südlichen Teile, in Schweden in Herjeådalen, Ångermanland, Gestrikland, Upland, Södermanland, Westmanland und Westergötland; ausserdem kommt sie auf Oeland, Gotland und den benachbarten Inseln (auch auf Sandön), und zwar in sehr bedeutender Verbreitung, vor.[77]) Eine ähnliche Anpassung an das Klima wie in manchen Gegenden des südöstlichen Schwedens, vorzüglich auf den schwedischen Inseln, besitzt die Art nur noch in den gegenüberliegenden russischen Ostseeprovinzen, in denen sie in Estland, in Livland auf den Inseln Moon und Oesel sowie vielleicht in Kurland wächst; eine ähnliche Anpassung wie in den wärmeren Strichen Norwegens und im südwestlichen Schweden besitzt sie in der Nähe wahrscheinlich nur noch im nördlichen Jütland, wo sie an trockenen Stellen, besonders auf Kalkboden wächst. In Russland kommt sie ausser in den Ostseeprovinzen, in Finnland, und zwar, wie es scheint, fast ausschliesslich in der Nähe der Küste vom finnischen Meerbusen bis zum Eismeere und Weissen Meere, sowie — nach von Herder — in den Gouv. Wologda und Archangel vor. Südlich von Jütland und den genannten russischen Provinzen fehlt die Art bis nach den Alpen, in welchen sie nur eine unbedeutende Verbreitung besitzt — den Karpaten scheint sie zu fehlen —; westlich von der skandinavischen Halbinsel wächst sie auf den britischen Inseln in den schottischen Hochlanden sowie auf den Hebriden, den Shetland- und den Orkney-Inseln, im gebirgigen Norden Englands (nach Süden bis York und Derby) und von Wales sowie in — vorzüglich Nord- — Irland, und ausserdem auf den Färöer und auf Island. Diese Art kann in den das südwestliche und südliche Norwegen, das südliche Schweden, vorzüglich die schwedischen Inseln, die russischen Ostseeprovinzen und Nord-Jütland umfassenden Teil ihres Gebietes nur in Anpassung an kaltes Klima eingewandert sein,[78]) da sie in keinem der benachbarten Gebiete, aus welchem sie in jenen eingewandert sein kann, in gleicher oder ähnlicher Anpassung vorkommt und nach Ausgang der fünften kalten Periode vorgekommen

ist. Sie kann sich ihre heutige Anpassung an höhere Wärme also erst nach ihrer Einwanderung in diesen Gebietsteil erworben haben. Die Anpassung ist aber keine gleichartige; während die Pflanze des südöstlichen Schwedens und der russischen Ostseeprovinzen den Eindruck eines Einwanderers der ersten heissen Periode macht und sich ihre heutige klimatische Anpassung sicher in dieser Periode erworben hat, scheinen die Pflanze der wärmeren Gegenden Norwegens sowie diejenige des westlichen Schwedens und des nördlichen Jütlands dieselbe Anpassung wie die Formen der vierten Gruppe, welche sie sich wahrscheinlich in der ersten kühlen Periode erworben haben, zu besitzen. Wo die Neuanpassungen stattgefunden haben, lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen. Die Anpassung an ein wärmeres Kontinentalklima ist wahrscheinlich an mehreren Stellen erfolgt, deren eine auf den schwedischen Inseln gesucht werden muss. Auch die Anpassung an insulares Klima hat wahrscheinlich an mehreren Stellen, hauptsächlich wohl oder sogar allein in Norwegen, stattgefunden. Die beiden klimatischen Formen haben sich nach ihrer Entstehung ausgebreitet, die östliche vorzüglich im Ausgange der heissen, die westliche im Verlaufe der ersten kühlen Periode. In dieser Periode[79]) ist die Form vielleicht auch von der skandinavischen Halbinsel nach Jütland, und zwar durch sprungweise Wanderung,[80]) gelangt. Auch die östliche Form hat sich vielleicht sprungweise über weitere Strecken ausgebreitet. Sie wächst nämlich auf den schwedischen Inseln vielfach in der Nähe des Meeres und ihre Samen können also durch strandbewohnende Vögel nach den russischen Ostseeprovinzen, wo sie vorzüglich in der Nähe der Küste vorzukommen scheint, verschleppt worden sein;[81]) doch kann die Wanderung auch in umgekehrter Richtung stattgefunden haben. Ebenso gut ist es aber möglich, dass durch schrittweise Wanderung durch das Ostseebecken ein Austausch zwischen beiden Ländern stattgefunden hat oder dass sich die Art auf beiden Seiten der Ostsee, und vielleicht sogar an mehreren Oertlichkeiten, selbständig an höhere Sommerwärme angepasst hat. Aus Finnland, wo die Art vorzüglich oder ausschliesslich in der Nähe des Meeres vorkommt, also offenbar eine Anpassung an die Meeresnähe besitzt, ist sie in dieser Anpassung wohl nicht nach den Ostseeprovinzen gewandert; auch eine umgekehrte Wanderung hat nicht stattgefunden.

Dass die Annahme, die Art habe sich im Ostseegebiete an verschiedenen Stellen an das Leben in der Nähe des Meeres gewöhnt, nicht unwahrscheinlich ist, lässt sich schon daraus erkennen, dass sie auch in Norwegen und in Irland [82]) an mehreren Stellen in einer solchen Anpassung vorkommt, welche sie sich in jenen Ländern selbständig erworben haben muss, da an eine Wanderung vom Ostseegebiete nach Norwegen oder umgekehrt, und wohl auch an einen Austausch zwischen Norwegen und dem nordwestlichen und nördlichen Irland nicht gedacht werden kann.

Oxytropis campestris (L.) kommt an mehreren Stellen in Småland, in sehr weiter Verbreitung auf Oeland [83]) sowie auf Gotland [84]) und Gotska Sandön [85]) vor. Sie scheint im nördlichen und östlichen Europa ausserdem [86]) nur noch im südlichen Ural [87]) zu wachsen; im übrigen Europa wächst sie an einer Oertlichkeit in den schottischen Hochlanden — in den Clova Mountains in Forfarshire, in ungef. 700 m Meereshöhe — und in den Hochgebirgen von den Pyrenäen bis zu den Karpathen und dem nördlichen Teile der Balkanhalbinsel (einschl. des Apennin). Sie kann nach dem südlichen Teile der Ostseeländer also nur in Anpassung an kaltes Klima in einer — und zwar der fünften — kalten Periode [88]) eingewandert sein und muss sich die Anpassung an höhere Sommerwärme in diesen Gegenden erworben haben. [89]) Vielleicht fand diese Anpassung nur an einer Oertlichkeit, vielleicht auf Oeland, wo sie heute die weiteste Verbreitung besitzt, statt; vielleicht hat sie sich von dort im Verlaufe der heissen Periode ausgebreitet, hat in der kühlen Periode wieder eine bedeutende Verkleinerung ihres Gebietes erlitten, und sich von den Oertlichkeiten, an denen sie erhalten geblieben war, in der zweiten heissen Periode, und zwar auf Oeland sehr bedeutend, ausgebreitet.

Oxytropis campestris hat somit in Skandinavien ihre ursprüngliche klimatische Anpassung, in welcher sie in dieses Land einwanderte, verloren. Eine ähnlich vollständige, [90]) wenn auch längst nicht so bedeutende Veränderung seiner ursprünglichen Anpassung an das Klima, welche mit einer ebenfalls vollständigen Aenderung seiner Anpassung an den Boden verbunden war, hat wohl *Hippophaës rhamnoïdes L.* erfahren; bei diesem Strauche war wie bei *Draba incana* die Neuanpassung an das Klima eine doppelte. Er wächst an der Küste des

bottnischen Meerbusens, seltener etwas von ihr entfernt, in Schweden von Furusand (ungef. östlich von Upsala) und in Finnland von Hangö (am Eingange in den finnischen Meerbusen) und den Ålandsinseln bis zur schwedisch-finnischen Grenze; ausserdem kommt er in Skandinavien an der Westküste Norwegens (an den Fjorden geht er mehr oder weniger landeinwärts) ungefähr von Trondhjem bis 67° 56′ N. Br. vor.[91]) Ausserhalb Skandinaviens wächst die Art an der Südküste der Ostsee und auf den dieser vorgelagerten Inseln mit Unterbrechungen von Ostpreussen[92]) bis zum nördlichen Teile von Jütland, wo sie verbreitet ist, sowie auf den Inseln Bornholm, Möen, Falster, Laaland, Seeland und Fünen. An der Nordseeküste der cimbrischen Halbinsel scheint sie nur im nördlichen Jütland vorzukommen.[93]) An der deutschen Nordseeküste und auf ihren Inseln westlich von der Elbe, an welchem Flusse sie in der Nähe von Hamburg, doch wohl nur angepflanzt, vorkommt,[94]) wächst sie auf den westlichen der ostfriesischen Inseln, ist dort nach BUCHENAU's[95]) Ansicht aber sehr wahrscheinlich nicht einheimisch, sondern in der zweiten Hälfte des 18. Jahrhunderts zum Schutze der Dünen angepflanzt worden. Weiter im Westen tritt sie an der holländischen Küste und auf den vorgelagerten westfriesischen Inseln, an der belgischen Küste sowie stellenweise an der französischen Nordküste, nach Westen bis zum Dép. Côtes-du-Nord, auf. Auf den britischen Inseln wächst sie nur an der Küste einiger der östlichen und südlichen Grafschaften Englands. Im übrigen Europa scheint sie nicht spontan an der Küste vorzukommen. Sie wächst im spontanen Zustande aber in manchen europäischen Binnengegenden, und zwar vorzüglich im Alpengebiete. Hier kommt sie meist nur an Fluss-, Bach- und Seeufern sowie auf Kiesinseln dieser Gewässer in niederen Gegenden, selten in höheren Gegenden bis in die Voralpen vor. Die Alpenflüsse begleitet sie zum Teil bis weit ausserhalb des Alpengebietes, so die Rhone bis über Avignon hinab, den Rhein bis Worms, die bayrischen Alpenflüsse von einer Höhe von 975 m ü. M. bis hinab zur Donau, an welcher sie, ebenso wie an der Drau, noch in Ungarn vorkommt. Ausserdem wächst sie in Portugal, in einigen Gegenden Spaniens in niedriger Lage, an Stromufern in Ober- und Mittelitalien, in Rumänien, Bulgarien und — nach v. HERDER — in Bessarabien. Im Kaukasus, in welchem sie verbreitet ist, steigt sie vom Meere bis

1800 m an. Sie wächst ausserdem in verschiedenen anderen Gegenden Vorderasiens sowie in weiter Verbreitung in Nordasien.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass der Strauch nach Skandinavien nicht in der Anpassung, welche er heute dort besitzt, eingewandert ist, denn er kommt gegenwärtig in keiner Gegend ausserhalb Skandinaviens, aus welcher er eingewandert sein könnte, in solcher Anpassung vor. Würde er von den Küsten Mittel- und Westeuropas, und zwar in der Anpassung, welche er heute dort besitzt, eingewandert sein, so würde er ausschliesslich oder vorzüglich an den südlichen skandinavischen Küsten auftreten, denen er ja gerade vollständig fehlt. Nun könnte er aber in seiner heutigen bezw. seinen beiden heutigen Anpassungen oder in einer ähnlichen während der Klimax der fünften kalten Periode an der Westküste Europas gelebt haben und nach ihrem Ausgange nach Norden vorgedrungen sein, und die heute in Skandinavien lebenden Individuen könnten Nachkommen der damals eingewanderten sein; ebenso könnten die heute an der südlichen Ostsee, an der Nordsee und am Kanal bis zum französischen Dép. Côtes-du-Nord lebenden Individuen Nachkommen jener Küstenform der kalten Periode sein, welche sich neu angepasst und dann weiter ausgebreitet hat. Die letzte Annahme ist, wie wir sogleich sehen werden, nicht unwahrscheinlich, die erste Annahme scheint mir dagegen viel weniger wahrscheinlich zu sein. Ich glaube vielmehr, dass der Strauch nach Skandinavien in der kalten Periode nach Rückzug des Eises zusammen mit den Formen der zweiten Untergruppe der ersten Gruppe oder vielleicht sogar schon mit denen der ersten Untergruppe aus dem südlicheren mitteleuropäischen Binnenlande eingewandert ist, in welches er in der kalten Periode aus den Alpen, welche ihn ihrerseits schon in früherer Zeit aus den Hochgebirgen Asiens erhalten hatten, gelangt war. Bei Beginn der kalten Periode wuchs er in den Alpen ohne Zweifel noch in höheren Regionen, erst während der kalten Periode hat er in diesem Gebirge seine ehemalige Anpassung eingebüsst. In Skandinavien hat er sich in der kalten Periode strichweise wahrscheinlich recht weit ausgebreitet; in der ersten heissen Periode wurde er dort aber wohl auf einige Striche der Gebirge des Nordens beschränkt. Aus diesen ist er wahrscheinlich noch während der heissen Periode längs der Ströme sowohl nach dem Atlantischen Ozeane als auch nach den Ueberresten

des Ancylussees gelangt. Vielleicht hat er sich am Ozeane schon damals an den Kochsalzgehalt des Bodens angepasst. Eine solche Anpassung scheint ihm, wie auch sein Vorkommen an kochsalzhaltigen Oertlichkeiten in Asien beweist, nicht schwer zu fallen. Vielleicht hat er sich auch im Ostseegebiete schon damals eine Anpassung an kochsalzhaltigen Boden erworben. Es ist nämlich, wie bereits gesagt wurde, nicht undenkbar, dass einzelne der Reste des Ancylussees wohl Zuflüsse aber keinen Abfluss besassen, und dass ihr Wasser deshalb allmählich reich an Kochsalz wurde. Vielleicht ermöglichten dem Strauche gerade die durch die Anpassung [96]) an salzhaltigen Boden während der heissen Periode erworbenen Eigenschaften, sich während der ersten kühlen Periode sowohl am Atlantischen Ozeane wie im nördlichen Ostseegebiete zu erhalten, an das veränderte Klima anzupassen und in dieser Anpassung auszubreiten. In der ersten kühlen Periode wurde sein Gebiet im skandinavischen Binnenlande noch weiter verkleinert, vollständig vernichtet ist er hier jedoch wohl erst durch die Ausbreitung der Fichte, welche erst mit Beginn der zweiten heissen Periode einen grösseren Umfang annahm. *Myricaria germanica (L.)*, welche in ihrem Auftreten viele Aehnlichkeit mit *Hippophaës* besitzt und wahrscheinlich gleichzeitig mit diesem nach Skandinavien gewandert ist, hat sich im skandinavischen Binnenlande erhalten, und zwar in Norwegen in weiter Verbreitung, in Schweden aber nur im Ångerman- und Indals-Flussgebiete (in den Landschaften Ångermanland, Jemtland und Medelpad), also in demselben Striche, in welchem *Hippophaës*, wie seine im dortigen Kalktuffe eingeschlossenen Reste lehren, noch gegen Schluss der kalten Periode gelebt hat. Eine Anpassung an die Nähe des Meeres hat sich diese Art nicht erworben.

Die heute die Küsten vom nordwestlichen Frankreich bis nach den Ostseeprovinzen bewohnenden Individuen von *Hippophaës* sind vielleicht, wie bereits gesagt wurde, Nachkommen von solchen, welche während der Klimax der kalten Periode die Küsten des westlichen Europas bewohnten, später nach der Nord- und Ostsee einwanderten, sich in deren Becken während der heissen Periode erhielten, und sich nach deren Ausgange an den neuentstehenden Küsten weiter ausbreiteten. Doch können diese Individuen auch von solchen abstammen, welche sich erst im Ausgange der kalten Periode oder noch später an der

Küste angesiedelt, vorher aber im Binnenlande gelebt hatten. Vielleicht fand diese Ansiedlung an der Südküste der Ostsee, und zwar in der ersten kühlen Periode, statt, und vielleicht hat sich die Art von hier über ihr ganzes Küstengebiet (mit Ausnahme des skandinavischen) schrittweise und sprungweise durch Verschleppung ihrer Fruchtsteine durch Vögel ausgebreitet. Dass die Einwanderung des Strauches nach Skandinavien und seine Schicksale in diesem Lande sich so gestaltet haben, wie es soeben dargestellt wurde, dafür spricht auch die Art seines dortigen Vorkommens im fossilen Zustande. Fossile Reste, und zwar Früchte, von ihm wurden nämlich zusammen mit Resten von *Betula odorata, B. nana, Salix phylicifolia, Dryas, Empetrum, Vaccinium uliginosum* u. s. w. im unteren Teile der Kalkgyttjaschicht der schon erwähnten Ablagerung von Göstafs im Kirchspiele Fröjel auf Gotland gefunden;[97]) Blätter von ihm wurden im Kalktuffe zusammen mit Resten von *Pinus silvestris, Betula alba, Salix reticulata, Salix caprea, Dryas* u. s. w., bei Digernäs am Storsjön in Jemtland,[98]) mit Resten von *Pinus, Betula alba, B. alpestris, B. intermedia, Dryas, Empetrum, Vaccinium uliginosum* u. s. w. bei Raftkälen in Norrland,[99]) und mit Resten von *Pinus, Betula* und *Populus tremula* bei Långsele in Norrland[100]) — bei beiden ungef. 500 m ü. M. —, sowie in sehr hochgelegenen Gyttjaablagerungen der Litorinazeit auf Alnö in Medelpad[101]) nachgewiesen. Nach der erstgenannten Oertlichkeit kann die Art von der Ostküste Schwedens, nach welcher sie längs der Küste von der Küste Westeuropas durch den mittelschwedischen Kanal schon sehr frühzeitig gewandert sein kann, und zwar zur Zeit der Herrschaft der nordischen Birke, durch sprungweise Wanderung — durch Verschleppung ihrer Fruchtsteine durch Vögel — gelangt sein. Die Ablagerung von Fröjel liegt nicht sehr weit vom Meere entfernt — während der Ancylussenkung wurde sie vom Seewasser bedeckt —, und es waren vielleicht, als *Hippophaës* hier wuchs, das Wasser[102]) des Beckens, in welchem sich seine Reste abgelagert haben, und stellenweise auch der Boden um dasselbe noch kochsalzhaltig. In diesem Falle würden also die Individuen, die ehemals an dieser Stelle wuchsen, nicht näher mit denjenigen, welche im Binnenlande des nördlichen Schwedens vorkamen, und deren Reste dort im Kalktuffe gefunden werden, verwandt sein; dagegen würden die Individuen, deren Reste in den Litorinaablagerungen

Medelpads vorkommen, vielleicht zu derselben Form gehören. Wahrscheinlich gehören aber alle Individuen, deren Reste in Skandinavien gefunden worden sind, zu einer einzigen Form, welche wohl schon frühzeitig aus dem deutschen Binnenlande über die dänische Landbrücke schritt- und sprungweise nach der skandinavischen Halbinsel vordrang und wahrscheinlich von hier, entweder gleichzeitig mit der nordischen Birke oder noch vor dieser, durch sprungweise Wanderung nach Gotland gelangte. Auf der Halbinsel drang sie allmählich weiter nach Norden vor. Während der Bildung der norrländischen Kalktuffablagerungen, welche meines Erachtens in die Zeit der Ancylussenkung, also in den letzten Abschnitt der kalten Periode fällt,[103]) war sie in diesem Teile Schwedens offenbar weit verbreitet; wahrscheinlich wuchs sie damals auch schon im höheren Gebirge dieser Gegenden, aus welchem sie dann, wie vorhin dargelegt wurde, später nach beiden Küsten der Halbinsel hinabwanderte. Die Reste der Litorinaablagerungen Medelpads gehören wohl direkten Vorfahren der heute am bottnischen Meerbusen lebenden Individuen an. ANDERSSON[104]) glaubt, dass *Hippophaës* sich mit dem Birkenwalde über Schweden nach den nordskandinavischen Gebirgsgegenden und den nordschwedischen Küsten ausgebreitet hat, durch die jemtländisch-lappländischen Felspässe längs der Flussthäler nach dem atlantischen Strande gewandert ist, in der späteren Kiefernzeit im Innern der Halbinsel ausgestorben und nur an den Küsten erhalten geblieben ist. NATHORST dagegen nimmt an,[105]) dass die Art aus dem Gebirge an den Flüssen nach den Küsten gewandert ist und sich an diesen erhalten hat, während sie im Gebirge allmählich durch andere Gewächse, für welche die veränderten Verhältnisse mehr als für sie geeignet waren, vollständig verdrängt wurde.

Nach den vorstehenden Darlegungen wird es meines Erachtens nicht mehr gesucht erscheinen, dass vorhin bei *Carex obtusata, Potentilla fruticosa* und den beiden *Artemisia*-Arten eine vollständige Aenderung ihrer klimatischen Anpassung im westlicheren Europa[106]) seit der kalten Periode für sehr wahrscheinlich erklärt wurde. Wahrscheinlich hat eine Aenderung der klimatischen Anpassung in grossen Teilen ihrer Gebiete seit jener Zeit bei viel mehr Arten stattgefunden als man vermutet; manche Arten haben in diesem Zeitraume

wahrscheinlich ihre ursprüngliche Anpassung, welche bereits vorher ein mehr oder weniger grosser Teil ihrer Individuen verloren hatte, vollständig eingebüsst. Bei allen auf andere Weise nur schwer oder garnicht erklärbaren Verbreitungsverhältnissen wird man stets untersuchen müssen, ob nicht eine Aenderung der klimatischen Anpassung vorliegt.[107])

Eine klimatische Neuanpassung bei Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe nach ihrer Einwanderung nach Skandinavien und eine erneute Ausbreitung derselben in dieser Anpassung hat zuerst Sernander[108]) behauptet. Seine Ansichten über die Art und die Zeit der Neuanpassung weichen aber recht bedeutend von den soeben dargelegten ab. Er unterscheidet zwei Formengruppen. Die Formen der einen Gruppe bewohnen baumlose Felsufer von Flüssen und Bächen der Nadelwaldregion des nördlichen Schwedens, vorzüglich Jemtlands, bis herab zu einer Meereshöhe von ungefähr 540—360 m.[109]) Zu ihnen gehören ausser manchen anderen: *Poa alpina L., Juncus trifidus L., Salix reticulata L., S. herbacea L., Oxyria digyna (L.), Cerastium alpinum L., Alchimilla alpina L., Dryas octopetala L., Rhodiola rosea L., Saxifraga aizoides L., S. oppositifolia L., Astragalus oroboides Horn., A. alpinus L., Arctostaphylos alpina (L.), Andromeda hypnoides L., Phyllodoce coerulea (L.), Primula stricta Horn., Diapensia lapponica L., Bartschia alpina L., Pedicularis lapponica L., Erigeron uniflorus L.* und *Saussurea alpina (L.).* Es lässt sich nicht annehmen, dass diese Arten nach ihren Wohnplätzen in den niederen Lagen infolge Herabschwemmung ihrer Keime durch Flüsse und Bäche aus dem Gebirge gelangt sind;[110]) sie können hier nur als Relikte angesehen werden. Aber nicht als Relikte aus der kalten Periode, in welcher die Arten zuerst in diese Gegenden eingewandert sind; in diesem Falle würden ihre Kolonien zersplittert sein[111]) und sie nicht in der Pflanzendecke ihrer Wohnplätze sowohl hinsichtlich der Artenwie der Individuenanzahl die Hauptrolle spielen. Sie sind vielmehr Relikte aus der atlantischen Periode Blytt's, in welche die Litorinasenkung fällt, deren Klima wärmer und feuchter als dasjenige der Jetztzeit war. In dieser Periode sind die Formen aus den Hochgebirgen in niedere Regionen, zum Teil vielleicht bis zum Strande des Litorinameeres, gewandert. Infolge der für sie günstigen Verhältnisse an den Stromufern — der hohen Feuchtigkeit der Atmosphäre, des

Wasserstaubes und der Ueberschwemmungen, welche auch das Aufkommen der Waldbäume und von deren Untervegetation verhindern —, haben sie dort alle Aenderungen des Klimas seit der atlantischen Periode überdauert. Als Beweis dafür, dass die Wanderung dieser Formen aus dem Gebirge in die niederen Regionen während der atlantischen Periode, in welcher das Klima Schwedens viel insularer als gegenwärtig war, stattfand, führt SERNANDER das zum Teil recht reichliche Vorkommen zahlreicher der an den genannten niederen Oertlichkeiten Schwedens wachsenden sowie mancher in ihrer allgemeinen Verbreitung diesen ähnlicher Formen, z. B. das von *Juncus trifidus L., Salix herbacea L., Rhodiola rosea L., Alchimilla alpina L., Arctostaphylos alpina (L.)*, an der durch feuchtes Klima ausgezeichneten Westküste Norwegens an. Dafür, dass die Wanderung der Formen in der atlantischen Periode stattfand, spricht (nach seiner Meinung) auch das Vorkommen der Reste von *Dryas* und *Salix reticulata* in den norrländischen Kalktuffen, deren Bildung er in die die Jetztzeit durch Wärme und Feuchtigkeit übertreffende atlantische Periode verlegt. In der atlantischen Periode [112]) sind *Alchimilla alpina* und *Rhodiola rosea* auch nach ihren zum Teil unter dem Spiegel des Litorinameeres gelegenen Wohnstätten an der Westküste Bohusläns, [113]) deren Klima damals einen mehr insularen Charakter als gegenwärtig besass, gewandert. In späterer Zeit sind die Gebiete dieser Formen, wie diejenigen mancher der Einwanderer der atlantischen Periode, welche sich mit ihnen zusammen in Skandinavien ausbreiteten, wieder bedeutend verkleinert worden. Die zweite Formengruppe SERNANDER's bewohnt sumpfige Stellen in Nerike und Upland unter der Grenze des Litorinameeres. Zu ihr gehören *Carex heleonastes Ehrh., C. microstachya Ehrh., Betula nana L., Salix Lapponum L., S. hastata L., S. phylicifolia L.* und *Pedicularis Sceptrum Carolinum L.* [114]) Diese Formen können sich in den genannten Gegenden nur in einem Zeitabschnitte nach der atlantischen Periode ausgebreitet haben, in welchem deren Klima dem gegenwärtig in Norrland, wo sie jetzt verbreitet sind, herrschenden entsprach. Ein solcher Zeitabschnitt fällt in den Zeitraum zwischen den Abschluss der atlantischen Periode und die Jetztzeit. [115]) Gleichzeitig mit ihnen hat sich die Fichte ausgebreitet. Durch eine Klimaverbesserung in einem späteren Zeitabschnitte vor der

Jetztzeit wurden die Formen wieder zurückgedrängt. Die von ihnen erhalten gebliebenen Individuen bezeichnet SERNANDER mit NATHORST als „glaciala pseudorelikter“.

Ich vermag, wie schon aus meiner obigen Darstellung hervorgeht, den Ansichten SERNANDER's durchaus nicht beizustimmen. Meines Erachtens kann es zwar keinem Zweifel unterliegen, dass sich eine Anzahl Einwanderer des ersten Abschnittes der kalten Periode nach ihrer Einwanderung nach Skandinavien, und zwar meist wohl an der norwegischen Westküste,[116] an ein insulares Klima ohne höhere Sommerwärme, aber auch ohne höhere Winterkälte, angepasst und sich in dieser Anpassung im westlichen Skandinavien, wahrscheinlich hauptsächlich in Zeitabschnitten, in denen dessen Klima noch insularer als gegenwärtig war, ausgebreitet hat, und dass sich bei mehreren von diesen und bei anderen Arten sogar selbständige einem insularen Klima angepasste Formen, meist aber wohl schon vor der fünften kalten Periode und wohl nicht in Skandinavien, ausgebildet haben, so z. B. bei manchen *Carex*-Arten, bei *Trichophorum caespitosum (L.), Empetrum nigrum L.* u. s. w., von denen manche jetzt zu den Charaktergewächsen des durch insulares Klima ausgezeichneten nordwestlichen Deutschlands gehören, aber diese Thatsachen beweisen doch noch nicht, dass sich auch die genannten Arten des nördlichen Schwedens, obwohl sie zum Teil mit solchen identisch sind, welche sich im westlichen Norwegen oder in einem anderen durch insulares Klima ausgezeichneten Lande eine Anpassung an ein solches Klima erworben haben, an insulares Klima angepasst und in der atlantischen Periode, welche nach Ausgang der kalten Periode das ausgeprägteste insulare Klima besass, ausgebreitet haben. Es erscheint mir viel wahrscheinlicher, dass sie sich an das kontinentale Klima der ersten heissen Periode, welches in dem kontinentalen Osten Schwedens sehr ausgeprägt gewesen sein muss, angepasst und in dieser Periode ausgebreitet haben. Hierfür sprechen nicht nur die vorher aus dem südlichen Skandinavien beschriebenen Beispiele von Neuanpassung, von denen sich *Draba incana* sowohl an kontinentales wie an insulares Klima, *Oxytropis campestris* aber nur an ersteres angepasst hat, sondern auch der Umstand, dass sich in Deutschland eine Anzahl solcher Gewächse eine deutliche Anpassung an das Klima der heissen Periode erworben hat. Das Gleiche möchte ich von der zweiten

Formengruppe SERNANDER's behaupten. Ausserdem scheint es mir sehr wenig wahrscheinlich zu sein, dass die Einwanderung der Formen der ersten Gruppe nach ihren heutigen Wohnplätzen in niederer Lage, in welcher Periode sie auch stattfand, vom Gebirge, diejenige der Formen der zweiten Gruppe nach ihren mittelschwedischen Wohnplätzen von Norrland ausgegangen ist. Ich glaube vielmehr, dass die Gewächse sich seit der kalten Periode in den niederen bezw. südlichen Gegenden erhalten, in diesen ihre Neuanpassung an einzelnen Stellen erworben und darauf von diesen weiter ausgebreitet haben. Die Beschränkung der Formen der ersten Gruppe auf ihre heutigen, vorzüglich an Stromufern gelegenen Wohnstätten ist wahrscheinlich vorzüglich durch die Ausbreitung der Fichte, also hauptsächlich in der Zeit nach Beginn der zweiten heissen Periode, herbeigeführt worden. In diese Periode, und zwar wahrscheinlich vor den Beginn der energischen Ausbreitung der Fichte, fällt die Hauptausbreitung der Formen der zweiten Gruppe SERNANDER's.

Ebensowenig wie SERNANDER vermag ich ANDERSSON beizustimmen, welcher behauptet, dass die Neuausbreitung der Formen der zweiten Gruppe SERNANDER's nach dem Rückzuge des Litorinameeres, und zwar infolge einer Klimaverschlechterung, welche noch anhält, stattgefunden habe. Für eine solche anhaltende Klimaverschlechterung liegt meines Erachtens nicht der geringste Beweis vor, während manches darauf hindeutet, dass die Sommer andauernd wärmer und trockener werden.

Wie Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe, so haben sich auch solche der zweiten Untergruppe dieser Gruppe in Skandinavien während der ersten heissen Periode eine neue klimatische Anpassung erworben und sich in dieser ausgebreitet. Manche Formen dieser Untergruppe sind jedoch erst, nachdem sie sich ausserhalb Skandinaviens, nach welchem sie während der kalten Periode wahrscheinlich oder sicher nicht gelangt waren, an höhere Wärme angepasst hatten, nach Skandinavien gewandert. Das wichtigste dieser letzteren Gewächse ist die Fichte, auf deren Einwanderung wir im nächsten Kapitel näher eingehen werden. Von krautigen Gewächsen gehört hierzu z. B. *Galium rotundifolium L.*,[117]) welches in Skandinavien nur auf Oeland und Gotland — hauptsächlich oder sogar ausschliesslich? in Kiefernwäldern — wächst.[118]) Auch *Petasites albus (L.)*, welcher wohl

am besten den Formen der zweiten Untergruppe zugerechnet wird, ist wahrscheinlich erst, nachdem er sich an höhere Wärme angepasst hatte, nach Skandinavien gelangt. Er wächst hier nur in Schonen sowie im südlichen Norwegen bei Drammen und Christianssand. Er hatte sich wahrscheinlich gleichzeitig mit der Fichte im Verlaufe der kalten Periode aus dem südlichen Mitteleuropa bis nach den Küstengegenden im Süden der Ostsee und bis nach der dänischen Landbrücke ausgebreitet, war aber wohl nicht mehr im stande, vor Beginn der ersten heissen Periode über diese Landbrücke[119]) hinaus nach Skandinavien vorzudringen. In der ersten heissen Periode hat er fast sein ganzes norddeutsches Gebiet wieder eingebüsst, nur auf der dänischen Landbrücke sowie in Preussen südlich vom Frischen Haffe und vielleicht westlich von der Weichsel im Kreise Neustadt hat er sich erhalten.[120]) Hier hat er sich neu angepasst und dann im letzten Abschnitte der heissen Periode neu ausgebreitet, und zwar in Preussen in den ostpreussischen Kreisen Heiligenbeil, Braunsberg, Preuss.-Holland und Heilsberg sowie im westpreussischen Kreise Elbing; vielleicht ist er von hier auch nach dem westpreussischen Kreise Neustadt gewandert. Einen bedeutenderen Umfang erreichte seine Neuausbreitung im Westen. Hier wächst er in Holstein — von Eutin ab —, Ost-Schleswig und Jütland, auf Fünen und Seeland sowie auf Rügen (Stubbenkammer und Sassnitz). Offenbar hat er dies recht ausgedehnte Gebiet auf den Resten der alten erweiterten dänischen Landbrücke durch Ausbreitung von einer Stelle aus und zu einer Zeit, als sie noch mit der skandinavischen Halbinsel in Verbindung stand, in deren Süden er damals einwanderte,[121]) wahrscheinlich im Ausgange der heissen Periode, erworben. In späterer Zeit wurde sein damals erworbenes Gebiet, zum Teil dadurch, dass grosse Teile der dänischen Landbrücke vom Meere bedeckt wurden, zerstückelt und verkleinert.

***

Viel geringer als die Anzahl der Thatsachen, welche als Beweise für das ehemalige Vorhandensein von mehreren Landbrücken zwischen der Süd- und Ostküste der Ostsee und Skandinavien — nicht nur einer, der dänischen — beigebracht werden können, ist die Anzahl derjenigen, welche sich als Beweise für das Vorhandensein einer Land-

verbindung zwischen den britischen Inseln und der skandinavischen Halbinsel anführen lassen; doch ist, wie ich glaube, die Beweiskraft wenigstens einiger dieser Thatsachen und vor allem die aller zusammen unanfechtbar.[122])

Neben den Gewächsen, welche soeben als östliche oder südliche Einwanderer der ersten heissen Periode betrachtet wurden, wachsen auf den schwedischen Ostseeinseln einige, welche dorthin auch nur in dieser Periode, aber weder aus dem Süden noch aus dem Osten eingewandert sein können. Die wichtigsten von diesen sind *Hutchinsia petraea (L.)*, *Coronilla Emerus L.*, *Helianthemum procumbens Dun.* (*H. Fumana d. deutsch. Aut. u. Linné's z. T.)* sowie *Globularia vulgaris L.*

Helianthemum procumbens Dun. wächst, wie es scheint,[123]) in Russland nur im Süden, in Bessarabien und in der Krim. Auch in Mitteleuropa besitzt es nur eine unbedeutende Verbreitung. Es geht hier, wenn wir von seinem skandinavischen Vorkommen — auf Gotland — absehen, nach Norden bis zum mittleren Teile des Saalegebietes, in dem es verhältnismässig recht weit verbreitet ist; seine nördlichsten Wohnstätten in diesem Gebiete liegen bei Könnern, Sandersleben, Wallhausen (Hainrode) und Nordhausen. Südöstlich vom Saalegebiete fehlt es bis Böhmen, wo es sehr spärlich vorkommt. Südwestlich von jenem und vom angrenzenden Wesergebiete, in welchem es bei Eisenach wächst, tritt es erst wieder am unteren Maine, bei Kreuznach sowie an der Südgrenze Belgiens am Viroin auf. In Westeuropa geht es in Frankreich nach Norden bis zur Umgebung von Paris, bis zum Dép. Eure (nur bei Vernon) und zur Loire (hier in den Dép. Indre, Loir-et-Cher und Maine-et-Loire);[124]) dem Nordwesten Frankreichs scheint es vollständig zu fehlen. Auch den britischen Inseln fehlt es vollständig. Ich glaube aber, dass es in der heissen Periode auf ihnen, nach welchen es aus Frankreich durch das trockene Bett des englischen Kanals gewandert war, vorkam, und dass es damals von ihnen nach Skandinavien durch das trockene Nordseebecken gewandert ist. Viel weniger wahrscheinlich scheint es mir zu sein, dass die Art in der heissen Periode aus dem südlichen Europa durch Mitteleuropa nach der Insel Gotland gelangt ist. In diesem Falle hätte sie, ganz gleich, ob sie aus dem Südosten oder dem Südwesten kam, eine breite Zone mit Diluvialboden durchwandern müssen. Dass sie, die meines Erachtens

auch in der heissen Periode nur schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen zu wandern vermochte,[125]) hierzu im stande war, bezweifle ich. Sie wächst gegenwärtig auch im Süden fast ausschliesslich auf Fels-, Kies- und Sandboden — auf letzterem z. B. in Ungarn;[126]) auf Sandboden kommt sie auch im Rheingebiete, z. B. im nördlichen Baden[127]) und im Grossh. Hessen, vor —. Felsboden fehlt aber in der Diluvialzone fast vollständig, und Kies- und Sandböden, vorzüglich solche, welche ihren Bedürfnissen, selbst während der Herrschaft eines heissen Klimas, genügen,[128]) sind auch nur strichweise vorhanden. Der Lehmboden, welcher auf weiten Strichen der Diluvialzone vorherrscht oder fast allein vorhanden ist, scheint für sie aber kein so geeigneter Vegetationsboden zu sein, dass sie weite Striche desselben während der heissen Periode schrittweise und in kleinen Sprüngen hätte durchwandern können. Viel günstiger liegen ohne Zweifel die Verhältnisse für eine Wanderung von Frankreich über das trockene Kanalbecken, Grossbritannien und den trockenen Boden des Nordseebeckens nach Skandinavien. Denn auf dem in der Gegenwart über dem Meeresspiegel liegenden Teile dieses Weges ist fast ununterbrochen für die Art geeigneter Boden vorhanden. Auch der Untergrund des Kanales ist felsig. Der Boden der Nordsee ist zwar auf weiten Strecken mit diluvialen Massen bedeckt, welche wohl auch in einer trockenen heissen Periode nicht so weit werden abgetragen werden, dass zwischen Grossbritannien und Skandinavien auf ununterbrochenen Strichen der Felsboden zutage tritt, es werden aber in dieser Periode an der Küste des sich zurückziehenden Meeres Dünen aufgehäuft werden, welche später das Becken als zahlreiche Hügelketten von West nach Ost durchziehen, und diese werden sehr geeignete Wanderstrassen für *Helianthemum procumbens* und zahlreiche andere Arten bilden. Ich glaube deshalb, dass dessen Vorhandensein in Skandinavien mit ziemlicher Bestimmtheit auf das ehemalige Bestehen dieses Weges, also auf ein Austrocknen des englischen Kanales[129]) und des Nordseebeckens bis zur Breite des südlichen Skandinaviens nach Norden, hinweist.[130]) Sein heutiges Fehlen auf den britischen Inseln spricht nicht dagegen, dass es in der ersten heissen Periode über diese gewandert ist; es ist, wie zahlreiche andere ähnlich angepasste Gewächse, auf ihnen später, und zwar in der ersten kühlen Periode, in welcher das Klima der

Inseln ohne Zweifel für diese Formen sehr ungünstig, viel ungünstiger als das des skandinavischen Ostseegebietes, war, ausgestorben.[131]) Auch von der skandinavischen Halbinsel, auf welcher es in der heissen Periode wohl recht verbreitet war,[132]) ist es in jener kühlen Periode verschwunden;[133]) nur auf der Insel Gotland, welche sich wie Oeland damals nicht nur durch verhältnismässig sehr trockenes und warmes Sommerklima vor dem skandinavischen Festlande auszeichnete, sondern auch, wenn auch nicht in dem Masse wie jene Insel, in ihrem Silurkalkgebiete zahlreiche Oertlichkeiten besass, welche nicht nur in chemischer Hinsicht den Ansprüchen dieser Formen vollständig genügten, sondern sich auch weder mit Wald[134]) oder Gebüsch, noch mit einer zusammenhängenden Decke krautiger Phanerogamen oder von Moosen und Flechten bedeckten, vermochte es sich zu erhalten.

In der Gesellschaft von *Helianthemum procumbens* ist wahrscheinlich sein Gattungsgenosse *Helianthemum oelandicum*[135]) nach Skandinavien gelangt, wo er heute auf der Insel Oeland, und zwar in weiter Verbreitung,[136]) wächst. Wie ich an anderer Stelle eingehend darlegen werde, ist dieses *Helianthemum* während der fünften kalten Periode aus den Hochgebirgen des südlicheren Europas nach den britischen Inseln eingewandert und hat sich auf ihnen in späterer Zeit an höhere Wärme angepasst. Ob diese Anpassung so bedeutend war, dass es in der ersten heissen Periode über den trockenen Boden des Nordseebeckens, welcher wahrscheinlich erst im Verlaufe des heissesten Abschnittes auf zusammenhängenden Strichen zwischen Grossbritannien und Skandinavien vollständig waldfrei wurde, schrittweise nach Skandinavien wandern konnte[137]) und auch gewandert ist, lässt sich nicht sagen; gegenwärtig kommt es in solcher Anpassung auf den britischen Inseln wie es scheint nicht vor,[138]) doch können die betreffenden Individuengruppen ausgestorben sein. Ich halte es jedoch für wahrscheinlicher, dass es nach den britischen Inseln aus dem Süden nicht nur in der fünften kalten, sondern auch in der ersten heissen Periode eingewandert ist, und dass die Einwanderer der heissen Periode weiter nach Skandinavien vorgedrungen sind und sich in diesem auf Oeland erhalten haben, dass sie aber wie die gesamten Individuen von *Helianthemum procumbens* in der ersten kühlen Periode von den britischen Inseln verschwunden sind. Nun ist

es allerdings auch denkbar, dass es nach Skandinavien bereits in der kalten Periode durch sprungweise Wanderung von den britischen Inseln, aber wohl nicht von Süden, gelangt ist, dass es sich in ihm neu angepasst hat und dabei wie *Oxytropis campestris* seine ursprüngliche Anpassung verloren hat. Undenkbar ist es meines Erachtens dagegen, dass es in der heissen Periode aus dem Süden, wo an höhere Sommerwärme angepasste Formen von ihm weit verbreitet sind, durch Deutschland [139]) und das trockene Ostseebecken schrittweise nach Skandinavien gewandert ist, denn es war ebensowenig wie *H. procumbens* im stande, die breite Diluvialzone zu durchwandern. Es lässt sich somit aus dem Vorkommen von *H. oelandicum* auf Oeland etwas bestimmtes inbetreff des ehemaligen Bestehens von Landbrücken zwischen Skandinavien und seinen Nachbarländern nicht erschliessen.

Der zuletzt behandelten Art ähnlich verhält sich *Hutchinsia peträea (L.)*. Auch sie ist meines Erachtens in der kalten Periode nach den britischen Inseln eingewandert und hat sich auf diesen an höhere Wärme angepasst. [140]) Die Anpassung der gegenwärtig auf den britischen Inseln lebenden Individuen [141]) ist aber keine solche, dass deren Vorfahren im stande waren, im heissesten Abschnitte der heissen Periode schrittweise das trockene Nordseebecken zu durchwandern; es lässt sich jedoch wie bei *Helianthemum oelandicum* das ehemalige Vorkommen von Individuen, welche hierzu geeignet waren, und eine Wanderung dieser nach Skandinavien [142]) annehmen. Doch auch das lässt sich annehmen, dass die Art in der heissen Periode aus Frankreich nach den britischen Inseln gewandert ist, und dass diese Einwanderer weiter nach Skandinavien gelangt, auf den britischen Inseln aber ausgestorben sind. Viel weniger wahrscheinlich erscheint es mir, dass die Art in der kalten Periode von den britischen Inseln sprungweise nach Skandinavien gewandert ist, und noch weniger wahrscheinlich ist es, dass sie dorthin in diesem Zeitabschnitte aus dem südlichen Europa in weiten Sprüngen durch Mitteleuropa gewandert ist. Für ganz unmöglich halte ich es aber, dass sie in der kalten oder in der heissen Periode schrittweise und in kleinen Sprüngen — die binnenländische, an höhere Wärme angepasste Form kann sich wohl nur in dieser Weise ausbreiten — aus Südeuropa durch Mitteleuropa [143]) nach Skandinavien gewandert ist oder dass sie in der kalten

Periode nach dem südlichen Mitteleuropa gewandert ist und erst, nachdem sie sich hier an das Klima der heissen Periode angepasst hatte, während dieser nach Skandinavien schrittweise und in kleinen Sprüngen vorgedrungen ist. Denn ebensowenig wie die beiden soeben behandelten Arten vermag sie die Diluvialzone schrittweise und in kleinen Sprüngen zu durchwandern. Wenn sich somit über die Zeit, Richtung und die Art und Weise der Einwanderung von *Hutchinsia* nach Skandinavien etwas bestimmtes nicht aussagen lässt, so lässt sich aber wohl mit einiger Sicherheit behaupten, dass sie nach den russischen Ostseeprovinzen, in denen sie fast nur auf den Inseln Moon und Oesel wächst,[144]) aus Skandinavien, und zwar in der heissen Periode und wahrscheinlich schrittweise, gewandert ist. Viel weniger wahrscheinlich erscheint es mir, dass sie dorthin durch Vögel, denen ihre winzigen Samen, in nassen thonigen Boden eingebettet, leicht anhaften können, von einem ihrer skandinavischen Küstenwohnplätze verschleppt worden ist, denn ihre Wohnplätze, Silurkalkfelsen, scheinen, wenigstens auf den livländischen Inseln, nicht in der Nähe des Strandes zu liegen.[145]) In Skandinavien selbst dagegen ist sie an der Küste, an welcher ein grosser Teil ihrer dortigen Wohnstätten liegt, ohne Zweifel durch Vögel ausgebreitet worden; doch lässt sich nicht sagen, in welchem Masse dies geschah, da sie sich leicht an die Verhältnisse der Küste anpasst, wie auch ihr Vorkommen an dieser in Nord- und Westfrankreich sowie in Wales, welches wohl unabhängig von dem skandinavischen ist, beweist, sie sich also an einer grösseren Anzahl Stellen der skandinavischen Küsten diese Anpassung erworben haben kann.[146])

Während es, wie soeben gesagt wurde, wenig wahrscheinlich ist, dass *Hutchinsia* durch Verschleppung ihrer Samen durch Vögel von der skandinavischen nach der russischen Seite der Ostsee gelangt ist, lässt sich eine solche Wanderung bei einer anderen Crucifere, *Sisymbrium supinum L.*, mit ziemlicher Sicherheit annehmen; wahrscheinlich fand auch deren Einwanderung nach Skandinavien auf diese Weise statt. Die Verbreitung der Art ist sehr merkwürdig. Sie wächst in den russischen Ostseeprovinzen in Livland — bei Dorpat sowie auf den Inseln Oesel und Moon — und Estland — bei Reval —.[147]) In Skandinavien kommt sie auf den Inseln Gotland, Fårö und Oeland, namentlich auf letzterer in weiter Verbreitung, vor. Den britischen Inseln fehlt sie,

dagegen wächst sie bei Maastricht in den Niederlanden, im südlichen Belgien, an der Mosel in Luxemburg[148]) — vorübergehend wurde sie auch an der Mosel in der Rheinprovinz gefunden[149]) — sowie in Frankreich in einer Anzahl Départements, vorzüglich des Ostens, bis zu den Dép. Seine-Inférieure, Eure — in beiden Dép. vorzüglich an der Seine —, Indre und Deux-Sèvres nach Norden, bis zu den Dép. Deux-Sèvres und Charente-Inférieure nach Westen sowie bis zum Dép. Marne, bis Franz.- und Deutsch-Lothringen,[150]), bis zu den Dép. Haute-Marne und Haute-Saône, bis zum Jura — in diesem auch in der Schweiz am Lac de Joux — und zu den Alpen — Dép. Htes-Alpes — nach Osten. Ausserdem wächst sie noch an wenigen Stellen auf der Pyrenäenhalbinsel. Aus dieser Verbreitung lässt sich erkennen, dass die Art im westlichen Europa entstanden ist, oder dass sie sich wenigstens an dessen Klima vollständig angepasst hat[151]) und dass sie wohl nicht im stande ist, ein Klima mit bedeutenden Temperaturextremen zu ertragen. Der Umstand jedoch, dass sie in ihrem grössten Wohnbezirke, in Frankreich, vorzüglich im Osten, aber nicht an der feuchten West- und Nordwestküste wächst, sowie, dass sie im nördlicheren Europa allein in dem kontinentalen Ostseegebiete vorkommt und sich auf den schwedischen Ostseeinseln, vorzüglich auf Oeland,[152]) deren Klima einen besonders kontinentalen Charakter besitzt, eine weite Verbreitung erworben hat, lässt meines Erachtens darauf schliessen, dass es ihr möglich war, im ersten oder im letzten Abschnitte der heissen Periode sprungweise aus Frankreich nach den britischen Inseln und von diesen nach der skandinavischen Halbinsel zu wandern. Weniger wahrscheinlich erscheint es mir, dass sie damals auf diese Weise direkt aus Nordfrankreich über die Nordsee nach Skandinavien eingewandert ist. Ihre Samen besitzen zwar wohl[153]) keine speciellen Einrichtungen für einen Transport durch Wind oder Tiere, sind aber so klein und leicht, dass sie sich den ihre Wohnplätze — in Frankreich nach Angabe der Floren meist feuchte oder nasse sandige oder kiesige Stellen, zum Teil am Ufer grösserer Flüsse (wohl vorzüglich auf Kalkboden), auf den schwedischen Inseln vorzüglich wenigstens periodisch feuchte Stellen auf Kalkgrund,[154]) in den Ostseeprovinzen, wenigstens auf Oesel, Wiesen und vorzüglich der Seestrand,[155]) ebenfalls mit Kalkunterlage — besuchenden Vögeln, von denen ohne Zweifel manche grössere Wanderungen unternehmen, mittels nasser

zäher Bodenmasse so fest anzuheften vermögen, dass sie von diesen über weite Strecken verschleppt werden können. Aus Skandinavien ist die Art wohl sicher mit Hülfe der Vögel, und zwar vielleicht strandbewohnender, nach den russischen Ostseeprovinzen gelangt. Auf den britischen Inseln ist sie später, im kühlsten Abschnitte der ersten kühlen Periode, ausgestorben; wahrscheinlich stammten die eingewanderten Individuengruppen aus dem östlichen Teile des westlichen Gebietes und waren infolgedessen sehr empfindlich gegen niedere Sommerwärme. Deshalb vermochten sie sich aber in dem kontinentalen Ostseegebiete, in welches sie wohl erst nach dem heissesten Abschnitte eingewandert waren, zu erhalten, allerdings vielleicht nur an einer, sicher nur an wenigen Stellen. Von dieser bezw. diesen Stellen hat sich die Art später, wahrscheinlich hauptsächlich in den milden Abschnitten der zweiten heissen Periode, weiter ausgebreitet; vielleicht ist sie erst damals nach den russischen Ostseeprovinzen durch sprungweise Wanderung gelangt. Wenn es somit wohl auch sicher ist, dass die Art nach Skandinavien aus dem Westen, und sehr wahrscheinlich, dass sie dorthin über die britischen Inseln eingewandert ist, so beweist ihr Vorkommen in Skandinavien doch nichts in betreff des ehemaligen Bestehens von Landbrücken über die Nordsee.

Das gleiche lässt sich auch von einer anderen Art mit ähnlicher merkwürdiger Verbreitung, *Ranunculus ophioglossifolius Vill.*, welche in Skandinavien auf der Insel Gotland, und zwar wie es scheint nur an einer Oertlichkeit in der Nähe von Visby, vorkommt, behaupten. Sie fehlt nicht nur dem übrigen Skandinavien, sondern auch den russischen Ostseeprovinzen. Dagegen kommt sie auf den britischen Inseln, und zwar in Süd-Hampshire, vor. Weiter im Süden wuchs sie früher auf der Insel Jersey. In Frankreich wächst sie in den westlichen und nordwestlichen Küstenstrichen z. B. in den Dép. Seine-Inférieure, Manche, Ille-et-Vilaine, Finistère, Morbihan, Loire-Inférieure, Maine-et-Loire, Vendée, Deux-Sèvres, Charente-Inférieure, Gironde, Landes und Basses-Pyrénées, in einer Anzahl Départements weiter im Innern, z. B. in den Dép. Loir-et-Cher und Cher, und selbst noch im Osten in den Dép. Marne — Châlons[156]) — und Côte-d'Or,[157]) sowie im Süden, z. B. in den Dép. Hte.-Garonne, Hérault, Gard, Bouches-du-Rhône und Var. Ausserdem kommt sie auf der Pyrenäenhalbinsel, auf den Balearen, in

ganz Italien, in Istrien, Kroatien, auf Veglia, in Dalmatien, Montenegro, Bulgarien, Macedonien, Thracien, Griechenland — mit Kreta —, in der Krim sowie in den ungarischen Komitaten[158]) Szatmár und Bihar,[159]) und ausserhalb Europas in den Kaukasusländern, in Persien, Kleinasien, Syrien sowie in Nordafrika — mit den kanarischen Inseln — vor. Die Verbreitung dieser Art lässt erkennen, dass sie gegen höhere Winterkälte vielleicht noch empfindlicher als *Sisymbrium supinum L.* ist. Wahrscheinlich vermochte sie während des heissesten Abschnittes der heissen Periode selbst im nordöstlichen Frankreich nicht mehr zu leben und damals aus Frankreich weder nach England noch weiter nach dem Osten vorzudringen. Ihre weite Verbreitung im Mittelmeergebiete, ihre Seltenheit in dem durch günstiges Winterklima ausgezeichneten Nordwesten Frankreichs, ihr fast vollständiges Fehlen in dem in dieser Hinsicht ebenfalls sehr begünstigten Süden Englands sowie ihr völliges Fehlen in Irland, wohin ihre Keime zweifellos oftmals verschleppt wurden, wo ihr also oftmals die Gelegenheit zu einer Ansiedlung geboten wurde und wo sie wahrscheinlich auch gelebt hat, lassen nicht nur erkennen, dass sie höhere Sommerwärme, selbst in Verbindung mit längeren Trockenperioden, aber ohne höhere, und vor allem ohne anhaltende winterliche Kälte, ertragen kann, sondern auch, dass sie wohl nur in Gegenden mit solchem Klima gut gedeihen kann. Es lässt sich also nicht annehmen, dass sie sich in dem kühlsten Abschnitte der ersten kühlen Periode auf Gotland angesiedelt hat, wohl nicht einmal, dass sie damals auf dieser Insel gelebt hat, denn deren damaliges Sommerklima kann für ein Gewächs mit solcher klimatischen Anpassung kein günstiges gewesen sein. Ihr heutiges Vorkommen auf Gotland kann somit wohl nicht auf eine Ansiedlung in dem letzten Abschnitte der ersten heissen Periode, in welchem das Klima Gotlands ohne Zweifel sehr günstig für sie war, zurückgeführt werden. Am wahrscheinlichsten erscheint es mir, dass ihre Einwanderung nach Gotland in den Ausgang der ersten kühlen oder in den Beginn der zweiten heissen Periode fällt und dass diese sprungweise durch Verschleppung der Früchtchen durch Vögel[160]) aus dem nordwestlichen oder nördlichen Frankreich wahrscheinlich längs der Küste des englischen Kanals und der Südküste der Nordsee sowie über Jütland und die dänischen Inseln — vielleicht mit einigen Zwischenstationen, von welchen die Art später

wieder verschwand —, aber wohl nicht über die britischen Inseln, in welchem Falle sich die Art auf diesen ohne Zweifel ausgebreitet hätte, vor sich ging.[161]) Eine Einwanderung in späterer Zeit scheint mir viel weniger wahrscheinlich zu sein.[162])

Coronilla Emerus L. wächst in Skandinavien auf den Inseln Gotland und Oeland sowie im südlichen Norwegen in der Gegend von Kragerö am Skager Rak. Den russischen Ostseeprovinzen sowie dem übrigen Russland fehlt die Art; ebenso fehlt sie den britischen Inseln. Südlich von diesen wächst sie in Frankreich, doch lässt sich ihre dortige Verbreitung im spontanen Zustande nach den Floren nicht mit Sicherheit feststellen. Angegeben wird sie z. B. aus den Dép. Calvados,[163]) Orne,[163]) Cher,[164]) Gironde, Lot, Aveyron, Tarn, Hte.-Garonne und Aude, aus den Pyrenäen, den Dép. Cantal, Lozère, Ardèche, Gard und Hérault, sowie weiter im Osten aus den Dép. Hte-Marne,[165]) Côte-d'Or, Saône-et-Loire und Rhône, aus dem Jura — in diesem auch im Elsass —, aus Savoyen und der Dauphiné, aus den Dép. Vaucluse, Bouches-du-Rhône, Var und Alpes-Maritimes. Ausserdem wächst sie auf der Pyrenäenhalbinsel, auf der Apenninhalbinsel und auf Sicilien, in Istrien, Kroatien und Dalmatien,[166]) im Jura und in den Alpen der Schweiz, Bayerns und Oesterreichs — stellenweise sehr verbreitet —, in Ungarn und Siebenbürgen. Weiter im Osten scheint nicht *C. Emerus L.*, sondern an deren Stelle die nahe verwandte *C. emeroides Boiss. u. Sprun.* vorzukommen. In Mitteleuropa nördlich der Alpen wächst *C. Emerus* nur im Süden: im Maas- und Moselgebiete Frankreichs sowie im letzteren bei Metz, in der Nähe des Rheines in den Vogesen und ihren Vorbergen, in Vorbergen und im Münsterthale des südlichen Schwarzwaldes, am Tuniberge und Kaiserstuhle,[167]) in der Bodenseegegend — hier auch in Bayern bei Wasserburg — (recht verbreitet), im Juragebiete Badens und des südlichen Württembergs sowie in Ober- und Niederösterreich. Sie kann meines Erachtens ebenso wie *Helianthemum procumbens* nur schrittweise aus Frankreich über das trockene Kanalbecken, die britischen Inseln und das trockene Nordseebecken nach Skandinavien gewandert sein.[168]) Sie besitzt ihre Heimat wohl im höheren Gebirge, hat aber ihre ursprüngliche klimatische Anpassung wahrscheinlich nirgends mehr bewahrt[169]) und entfernt sich allmählich immer weiter von dieser. Die Hauptmasse der Individuen scheint höherer Sommer-

wärme[170]) zu bedürfen. Solche Individuengruppen waren es wohl auch, welche auf dem vorher beschriebenen Wege nach dem Ostseegebiete gewandert sind. Sie waren im stande, das Nordseebecken, welches wohl nur kurze Zeit, nachdem es im Beginne des heissesten Abschnittes der heissen Periode trocken geworden war, auf zusammenhängenden Strichen zwischen Grossbritannien und Norwegen mit lichten trockenen Laubwäldern und Gebüschen[171]) bedeckt war, zu durchwandern, bevor diese zerstückelt und weithin vernichtet wurden.[172]) Infolge ihres hohen Sommerwärmebedürfnisses gingen diese Individuengruppen während der ersten kühlen Periode in den nordfranzösischen Küstengegenden sowie auf den britischen Inseln zu Grunde, und da in diese Gebiete nur diese Individuengruppen eingewandert waren, so verschwand aus ihnen die Art damals wieder vollständig. Dagegen erhielt sie sich in Skandinavien, und zwar ausser auf den beiden grossen durch trockenes, warmes Kontinentalklima ausgezeichneten Ostseeinseln, deren Bodenverhältnisse für sie ausserdem sehr günstig waren, im südlichen Norwegen. Dass sie hier, wo das Klima des kühlsten Abschnittes der kühlen Periode für sie zweifellos recht ungünstig war, erhalten blieb, verdankt sie wohl nur der offenbar in anderer Hinsicht ausserordentlich günstigen Beschaffenheit ihrer Wohnstätte (Silurkalkstrandklippen).[173]) Ihr Vorkommen in Norwegen lässt wie dasjenige von *Hutchinsia* den Weg erkennen, auf welchem nicht nur sie beide, sondern auch *Helianthemum procumbens* und die meisten übrigen ähnlich an das Klima angepassten britischen Einwanderer nach den östlicheren Teilen Skandinaviens gelangt sind; während diese aber meist ausstarben, blieben sie erhalten. Sie verdanken ihr Erhaltenbleiben wohl weniger einer grösseren Widerstandsfähigkeit als vielmehr rein zufälligen Umständen. Durch Deutschland kann *Coronilla* meines Erachtens weder in der heissen noch in der kalten Periode nach Skandinavien gewandert sein, denn wie die soeben betrachteten Arten war sie nicht im stande, die Diluvialzone schrittweise zu durchwandern.[174]) Dagegen hätten die Bodenverhältnisse sie nicht gehindert, während der kalten Periode durch Frankreich bis nach dem englischen Kanale zu wandern; doch glaube ich nicht, dass sie damals im stande gewesen wäre, den englischen Kanal und vor allem die Nordsee zu überspringen, also bis nach Skandinavien vorzudringen. Zudem deutet nichts darauf hin,

dass sie in der kalten Periode in Nordfrankreich oder gar auf den britischen Inseln gelebt hat.

Ungefähr gleichzeitig mit *Coronilla Emerus* oder etwas vor dieser ist wohl auch eine andere Papilionacee, *Vicia Orobus DC.*, von den britischen Inseln, auf denen sie in Wales, Nordengland, einem grossen Teile von Schottland sowie an einigen Stellen in Irland wächst, schrittweise[175]) über das trockene Nordseebecken nach Skandinavien gewandert; doch ist sie entweder nicht über die Westküste Norwegens, an welcher sie gegenwärtig von Lister bis Söndmöre im Bergischen Stifte auf Bergwiesen wächst, nach Osten hinausgelangt, oder sie ist im Osten, und zwar entweder während des heissesten Abschnittes der ersten heissen Periode oder während des gleichen Abschnittes der zweiten heissen Periode,[176]) während welcher Zeitabschnitte dort für sie die Winterkälte sehr verderblich gewesen sein muss, ausgestorben. In den kühlen Perioden kann ihr Aussterben im Osten dagegen nicht stattgefunden haben. Zu derselben Zeit wie nach Skandinavien oder später, und dann aus Norwegen[177]) oder aus Westschweden, in welchem Lande sie heute fehlt, ist *Vicia Orobus* auch nach der cimbrischen Halbinsel, auf welcher sie in Jütland und Nordschleswig wächst, sowie nach Seeland[178]) gewandert.

Zusammen mit *Vicia Orobus* ist vielleicht auch eine andere Papilionacee, *Astragalus danicus Retz.*, über den trockenen Boden des Nordseebeckens von Grossbritannien nach dem Osten gewandert. Abweichend von *Vicia Orobus* kommt sie gegenwärtig in Norwegen nicht vor; dagegen wächst sie in Dänemark in Jütland bei Glatved, Vejle und Ribe sowie auf Samsö, Fünen und Seeland — auf letzterer Insel in weiter Verbreitung —. Während *Vicia Orobus* nicht über den Westen — bis Seeland — hinausgeht, kommt *Astragalus danicus* auch in Schonen und Småland vor.[179]) Doch ist meines Erachtens die Art nach diesen schwedischen Landschaften nicht von den britischen Inseln über das westliche Skandinavien, sondern entweder aus dem Osten, aus Russland, wo sie weit verbreitet ist und auch in der Nähe der Ostseeküste in Kurland, Livland (mit Moon und Oesel), Estland und im Gouv. St. Petersburg vorkommt, oder aus dem Süden, aus Ungarn, durch Mitteleuropa eingewandert.[180]) Auch in letzterem Falle ist es nach ihrer Verbreitung in Mitteleuropa[180]) sehr wenig wahrscheinlich,

dass sie über die erweiterte dänische Landbrücke nach Skandinavien vorgedrungen ist. Doch kann trotzdem aus ihrem Vorkommen in Südschweden nicht auf das ehemalige Bestehen von Landbrücken östlich von der dänischen Brücke geschlossen werden, da es nicht undenkbar ist, dass sie garnicht schritt- sondern sprungweise nach Skandinavien, und zwar aus den russischen Ostseeprovinzen, eingewandert ist; denn in diesen wächst sie stellenweise, z. B. in Estland westlich von Reval, in der Nähe des Meeres,[181]) und von hier oder von einer ähnlichen Oertlichkeit, können sehr wohl Samen durch strandbewohnende Vögel, an deren Körper sie durch ein thoniges Bindemittel angeklebt waren, nach dem südlichen Schweden, wo die Art nur in der Nähe des Meeres vorkommt, verschleppt worden sein. Von den schwedischen Küstengegenden kann die Art auch nach den dänischen Inseln, wo sie auf Strandwiesen, Triften und Anhöhen besonders in der Nähe des Meeres wächst, mit Hülfe der Vögel gewandert sein. Diese Möglichkeit bleibt auch bestehen, wenn die Art, was mir viel wahrscheinlicher erscheint, schrittweise[182]) aus dem Süden oder Osten über eine der östlichen Landbrücken nach Skandinavien gewandert ist und sich erst hier, und zwar während der ersten kühlen Periode, an die Verhältnisse am Strande angepasst hat. Viel weniger wahrscheinlich ist es, dass die von Osten oder Süden eingewanderten Individuengruppen sich auf den dänischen Inseln angepasst und dann von dort nach Skandinavien ausgebreitet haben. Wenn die jütischen Individuen nicht in ihrer Bodenanpassung von diesem dänisch-skandinavischen Individuenkreise, dessen Vorfahren aus Süden oder Osten eingewandert sind, abwichen, so könnte man annehmen, dass auch sie zu ihm gehörten; denn die von mir schon besprochene *Silene viscosa*, welche aus dem Osten, und zwar höchst wahrscheinlich schrittweise, gekommen ist, hat sich, nachdem sie sich an die Verhältnisse am Strande angepasst hatte, nicht nur an den Küsten Südschwedens und der dänischen Inseln — sowie Rügens —, sondern auch an denjenigen Jütlands ausgebreitet. Dagegen spricht nichts gegen die Annahme, dass die jütischen Individuen Nachkommen von britischen Einwanderern sind, welche wie zahlreiche andere Formen schrittweise in der heissen Periode das trockene Nordseebecken durchwandert haben. Wahrscheinlich ist die Art damals nicht nur nach Jütland,

sondern auch nach Norwegen gelangt, aus diesem Lande später aber wieder verschwunden. Ob sie auch, wie ein Teil der im Vorstehenden behandelten Formen, weiter in den Osten Skandinaviens eingedrungen ist, lässt sich nicht sagen; die gegenwärtig im südlichen Schweden vorkommenden Individuen sind wohl, wie soeben dargelegt wurde, keine Nachkommen britischer Einwanderer. Nach den britischen Inseln ist die Art wahrscheinlich im Beginne der fünften kalten Periode oder schon früher, während des Bestehens der Landbrücke zwischen Schottland und Grönland, aus Nordamerika, in dessen arktischem Gebiete sie wahrscheinlich entstanden ist, eingewandert; sie hat sich nach Ausgang der Periode zum Teil an höhere Wärme angepasst[184]) und dann ausgebreitet. Auch auf den britischen Inseln wächst sie mehrfach in der Nähe des Meeres. Da dies Vorkommen ohne Zweifel ganz unabhängig von dem gleichartigen des Ostseegebietes ist, so lässt sich auch annehmen, dass die Art sich sowohl in den russischen Ostseeprovinzen wie an den gegenüberliegenden Küsten, und selbst hier an mehreren Stellen, an die Verhältnisse am Seestrande angepasst hat.[185])

Auch eine Komposite, *Tephroseris campestris (Retz.)*, ist damals wahrscheinlich von den britischen Inseln nach Osten gewandert, in welchem sie westlich von der Ostsee nur im nördlichen Jütland — von Randers ab — sowie in Schonen vorkommt. Die schwedischen Individuen können wie bei *Astragalus danicus* Nachkommen von solchen sein, welche aus dem Süden oder dem Osten, aus Ungarn oder dem südlichen Russland, eingewandert sind. Während die Annahme einer solchen Einwanderung bei *Astragalus* aber als die wahrscheinlichste erschien, erscheint sie bei dieser Art recht unwahrscheinlich. Diese wurde zwar südlich von der Ostsee an mehreren Stellen im Plönegebiete bei Pyritz beobachtet;[186]) da sie jedoch südlich von dieser Gegend erst wieder im Saalegebiete bei Egeln, Stassfurt, Alsleben und Halle, im Kiffhäusergebirge sowie im Südharze bei Rothestütte und Trautenstein vorkommt und noch weiter im Süden Mitteleuropas nur eine unbedeutende Verbreitung besitzt, so halte ich es nicht für wahrscheinlich, dass die pommerschen Individuen Nachkommen von solchen sind, welche aus dem Süden, aus Ungarn, durch das südlichere Mitteleuropa nach Pommern eingewandert sind. Auch in der Nähe der Ostküste

der Ostsee wächst die Art, und zwar in Kurland, Livland — auf Oesel und Suur-Laid bei Moon —, Estland sowie in den Gouv. St. Petersburg und Wilna;[187] dann tritt sie weiter im Süden aber wie es scheint erst wieder im südlichen Polen, in Wolhynien und im mittleren Russland, nach Westen bis zu den Gouv. Nizegorod, Rjäsan, Tula und Orel,[188] auf. Es erscheint mir deshalb wie bei *Potentilla fruticosa* wahrscheinlicher zu sein, dass die in den russischen Ostseeländern lebenden Individuen nicht Nachkommen von solchen sind, welche aus dem Süden oder Südosten eingewandert sind, sondern vielmehr wie diejenigen Pommerns und Schonens Nachkommen von Einwanderern der kalten Periode,[189] welche sich später an höhere Wärme angepasst haben. Diese Neuanpassung kann, wie dies bereits bei der Besprechung anderer Arten erörtert wurde, an verschiedenen Stellen stattgefunden haben, sodass also die Annahme, dass die Art nach der Neuanpassung während der heissen Periode die Ostsee überschritten habe, nicht gemacht zu werden braucht. Würde sie die Ostsee nach der Neuanpassung überschritten haben, so hätte dies nur zu einer Zeit stattfinden können, wo deren Breite wesentlich geringer als gegenwärtig war, denn die mit einem Pappus versehenen Früchte können wohl nicht sehr weite Strecken vom Winde fortgeführt werden. Wenig wahrscheinlich erscheint es mir aber, dass auch die dänischen Individuen Nachkommen von Einwanderern der kalten Periode sind, welche sich in Dänemark selbst angepasst haben, oder welche dorthin erst, nachdem sie sich in Schweden — Schonen — angepasst hatten, eingewandert sind. Mir scheint es viel wahrscheinlicher zu sein, dass sie von Individuengruppen abstammen, welche in der heissen Periode zusammen mit *Helianthemum procumbens* und ähnlich an das Klima angepassten Formen schrittweise und in kleinen Sprüngen von Grossbritannien[190] eingewandert sind. Allerdings sind sie auch in diesem Falle, wie die jütischen Individuen von *Astragalus danicus,* Nachkommen von Individuen, welche sich erst nach der kalten Periode an höhere Wärme angepasst haben, denn auf den britischen Inseln kommen und kamen zweifellos nur solche vor.

Noch wenig bekannt ist die Verbreitung der vorhin an letzter Stelle genannten *Globularia vulgaris L.*, da sie erst seit kurzer Zeit von der nahe verwandten *Globularia Willkommii Nym.* unterschieden

wird. Aus dem jedoch, was über ihre Verbreitung bekannt geworden ist — sie scheint ausserhalb Skandinaviens nur noch in Südfrankreich[191]) sowie auf der Pyrenäenhalbinsel vorzukommen, wenigstens ist sie erst hier von der verwandten *G. Willkommii* unterschieden worden[192]) — lässt sich schliessen, dass sie nach Skandinavien denselben Weg wie *Helianthemum procumbens* gewandert ist; und da ihre Wanderung wohl nur schrittweise und in kleinen Sprüngen vor sich gehen kann,[193]) so lässt sich also auf Grund ihres Vorkommens auf den beiden schwedischen Inseln mit ziemlicher Sicherheit behaupten, dass in der heissen Periode, in welcher sie allein gewandert sein kann, nicht nur die beiden grossen Ostseeinseln mit dem benachbarten Festlande, sondern auch die skandinavische Halbinsel und Grossbritannien durch Landbrücken verbunden waren.

Ausser den im Vorstehenden ausführlich behandelten Arten sind ohne Zweifel noch zahlreiche andere in der heissen Periode schrittweise aus Grossbritannien nach Skandinavien gewandert;[194]) am wahrscheinlichsten scheint mir die Annahme einer solchen Einwanderung zu sein bei *Dianthus Armeria L.*, *Kohlrauschia prolifera (L.)*, *Draba muralis L.*, *Filipendula hexapetala Gilib.*, *Trifolium striatum L.*, *Geranium sanguineum L.*, *Helianthemum Chamaecistus Mill.* und *Campanula glomerata L.* Die meisten von diesen Arten sind sicher auch auf Landbrücken über die Ostsee nach Skandinavien gewandert.

****

Wie vorhin gesagt wurde, ist die Anzahl der trockenen unbeschatteten oder wenig beschatteten Boden bewohnenden Formen der zweiten Gruppe, welche in grösseren Sprüngen wandern können, nur recht unbedeutend. Schon bei der vorstehenden Betrachtung der schrittweisen Einwanderung nach Skandinavien wurden einige von ihnen erwähnt; ausser diesen sind zu einer sprungweisen Wanderung z. B. noch geeignet: *Melica ciliata L.*, *Pulsatilla vulgaris Mill.*, *P. pratensis (L.)*, *Medicago minima [L.]* und *Lithospermum officinale L.*[195]) Diese Formen können, wenigstens zum Teil, nicht nur über Meeresteile von der Breite des Oeresundes und der Belte, sondern auch über solche von der Breite des Skager Raks, des Kattegats und der Ostsee, vorzüglich ihrer schmalen Stellen im Nordosten, und vielleicht selbst über

solche von der Breite der Nordsee hinübergelangen, ihr Vorkommen in Skandinavien gestattet somit keine Schlüsse auf die Verteilung von Land und Wasser im Gebiete der Ost- und Nordsee zur Zeit ihrer Wanderung nach Skandinavien. Aber darauf, dass zur Zeit ihrer Einwanderung nach Skandinavien dort wie in ganz Europa ein wesentlich kontinentaleres Klima als gegenwärtig herrschte, lässt sich aus ihrem Vorkommen in Skandinavien wohl fast ebenso bestimmt schliessen wie aus demjenigen der Formen, welche schrittweise dorthin eingewandert sind. Denn von den sehr wenigen Keimen, welche wohl bei den meisten dieser Formen selbst in langen Zeiträumen über die Meeresflächen nach Skandinavien gelangen können, würde wohl keiner im stande sein in einer aus den jetzt herrschenden Verhältnissen vollkommen angepassten Gewächsen zusammengesetzten Pflanzendecke aufzugehen und sich zu einem normalen Individuum zu entwickeln, oder dieses würde sich doch nicht längere Zeit erhalten und vermehren können.

4.

Während, wie im Eingange dieses Abschnittes gesagt wurde, für die trockenen unbeschatteten oder schwach beschatteten Boden bewohnenden Formen der zweiten Gruppe, vorzüglich für diejenigen von ihnen, welche nur schrittweise oder schrittweise und in kleinen Sprüngen wandern können, die Bedingungen für die Einwanderung nach Skandinavien und die Ausbreitung in diesem Lande immer günstiger wurden, je ausgeprägter im Verlaufe der heissen Periode der kontinentale Charakter des Klimas wurde, da nicht nur sowohl diesseits wie jenseits der Skandinavien umgebenden Meeresflächen die Ausbreitungshindernisse immer geringer wurden, sondern sich auch diese Meeresflächen immer mehr verkleinerten, und sich immer mehr für die Wanderungen dieser Formen geeignete Landbrücken zwischen Skandinavien und den gegenüberliegenden Küsten ausbildeten, wurden in gleichem Masse die Einwanderungs- und Ausbreitungsbedingungen für die den Wald oder nasse Orte oder das Wasser selbst bewohnenden Formen der zweiten Gruppe sowie für die Formen der dritten Gruppe immer ungünstiger, da die Wälder immer trockener und lichter wurden und dann von weiten Strichen vollständig schwanden, die nassen Oertlichkeiten, die Wasserläufe und Wasserbecken immer trockener wurden, und weite

Strecken für die empfindlichen Formen der dritten Gruppe in klimatischer Hinsicht ungeeignet wurden. Da die Ausbreitungsbedingungen für diese Formen bereits sehr ungünstig geworden waren, bevor die meisten Landverbindungen ihre vollständige Ausbildung erlangt hatten, und da die Formen, vorzüglich die schrittweise wandernden, infolge ihrer langsamen Ausbreitung meist erst spät nach der dänischen Landbrücke, welche bei Beginn der heissen Periode schon seit langer Zeit bestand, gelangt sind, als auf ihr die Ausbreitungsbedingungen ungünstig geworden waren, und da die Ausbreitungsbedingungen bis zur Zerstörung der Landverbindungen, auch der dänischen, ungünstig blieben, so sind nur recht wenige Formen, vorzüglich von denjenigen, welche nur schrittweise oder in kleinen Sprüngen zu wandern im stande sind, nach Skandinavien gelangt. Am längsten haben sich zusammenhängende Wälder wahrscheinlich in den nördlichen Gegenden des wasserfreien Teiles des Nordseebeckens erhalten, und durch diese sind auch einige recht empfindliche langsam wandernde Waldpflanzen, unter diesen die schon besprochenen Papilionaceen *Coronilla Emerus* und *Vicia Orobus*, nach Skandinavien gelangt.

*
†

Die meiste Aussicht, aus den Gegenden im Osten, Südosten und Süden der Ostsee nach Skandinavien zu gelangen, hatten von den waldbewohnenden Formen diejenigen, welche im feuchten oder periodisch überschwemmten Uferwalde zu leben vermögen, denn zusammenhängende oder fast zusammenhängende Wälder oder wenigstens höhere Gesträuche erhielten sich an den Ufern der Unterläufe der Ostseeströme, und zwar nicht nur bis zu ihren heutigen Mündungen, sondern auch an ihren Fortsetzungen auf den Landbrücken des Ostseebeckens, wohl lange, vielleicht während eines grossen Teiles des heissesten Abschnittes der Periode. An diesen Strömen würden wahrscheinlich recht viele Formen das Ostseebecken durchwandert haben, wenn nicht die Verhältnisse weiter oben an den Strömen bald sehr ungünstig geworden wären, so dass nur recht wenige Formen, welche ihre Wanderung frühzeitiger als die anderen begonnen hatten oder schneller als die meisten wanderten, nach den Unterläufen gelangten. Zu den Formen, welchen es gelang, in dieser Weise das Ostseebecken zu durchwandern, gehört meines

Erachtens, wie ich bereits sagte, *Lactuca quercina L.*[196]) Sie erreichte wahrscheinlich den Unterlauf der Weichsel bereits recht frühzeitig und drang bald nach der vollständigen Ausbildung der Mittelbankbrücke an der diese durchschneidenden Weichselfortsetzung und an den in diese mündenden skandinavischen Flüssen nach der Halbinsel vor, welche sie wahrscheinlich noch vor dem Hochstande der Periode erreichte.[197]) Während dieses wurde wahrscheinlich ein sehr grosser Teil ihres mitteleuropäischen Gebietes vernichtet. Im nördlicheren Teile des Weichselgebietes erhielt sie sich wahrscheinlich nur am Unterlaufe der Weichsel selbst; ausserdem blieb sie wahrscheinlich an Stromufern im Ostseebecken sowie in kühleren Gegenden des südlicheren Teiles der Halbinsel, aber vielleicht nicht an ihrer heutigen einzigen skandinavischen Wohnstätte auf der kleinen Insel Lilla Karlsö bei Gotland erhalten. Von diesen Erhaltungsgebieten breitete sie sich im letzten gemässigten Abschnitte der heissen Periode wieder, doch wegen der Kürze dieses Abschnittes nur unbedeutend, aus. Vielleicht erst damals ist sie nach ihrer heutigen skandinavischen Wohnstätte gelangt. Während der ersten kühlen Periode verlor die Art nicht nur fast ihr gesamtes skandinavisches Gebiet,[198]) sondern sie verschwand damals auch vollständig aus den unteren Teilen der Stromgebiete der Ostseeströme, vorzüglich aus dem der Weichsel.[199]) In diesen Gebieten hatte sie sich, wie gesagt, während des heissesten Abschnittes der heissen Periode wahrscheinlich ausschliesslich in den Uferwäldern der Unterläufe erhalten und sich deshalb im Ausgange der Periode ausschliesslich oder fast ausschliesslich in diesen ausgebreitet; diese Oertlichkeiten waren aber während der kühlen Periode sehr wenig als Wohnstätten für eine aus dem südöstlichen Europa eingewanderte Pflanze, welche dichten Schatten wohl nicht ertragen kann, geeignet. Dass die Art sich auf Lilla Karlsö zu erhalten vermochte, verdankt sie neben dem verhältnismässig kontinentalen Klima dieser Insel wohl der besonders günstigen Beschaffenheit ihrer dortigen Wohnstätte, welche sich auf steilen Silurkalkfelsen befindet, die sich weder mit dichtem Walde oder hohem Gebüsche, noch mit einem zusammenhängenden Bestande krautiger Gewächse bedecken konnten.[200])

Aehnlich wie *Lactuca quercina*, wenn auch wohl nicht so ausschliesslich, hat wahrscheinlich auch *Corydallis pumila (Host)* in

Uferwäldern das Ostseebecken durchwandert, doch ging ihre Wanderung wahrscheinlich nicht von der Weichselmündung, sondern von der Odermündung aus und folgte der Fortsetzung der Oder über die erweiterte dänische Landbrücke. Die Art vermag wahrscheinlich nur schrittweise zu wandern,[201]) konnte aber ihre Wanderung wohl schon frühzeitig beginnen und gelangte deshalb noch vor dem Hochstande der heissen Periode nach Skandinavien.[202]) Während der heissesten Zeit verlor sie einen grossen Teil ihres mitteleuropäischen Gebietes, breitete sich aber im Ausgange der Periode, und zwar auch auf der dänischen Landbrücke und nach von den Strömen weiter entfernten Oertlichkeiten, wieder aus, und erhielt sich auch in der kühlen Periode an einer grösseren Anzahl Oertlichkeiten auf den Ueberresten der dänischen Landbrücke.[203])

††

Trotz der ungünstigen Verhältnisse, welche der heisseste Abschnitt der heissen Periode für die Waldbewohner schuf, sind doch, wie bereits hervorgehoben, in diesem, wenn auch wahrscheinlich erst gegen seinen Schluss, als der kontinentale Charakter des Klimas bereits wieder eine bedeutende Milderung erfahren hatte, kurz bevor sich die Ostsee-Landbrücken östlich von der dänischen Landbrücke, sowie die über die Nordsee führenden Landbrücken wieder mit Wasser bedeckten, und sich die heute die dänische Landbrücke durchschneidenden Meeresstrassen ausbildeten, zwei Bäume nach Skandinavien gelangt, welche diesem bis dahin fremd waren, die Fichte und die Buche, von denen die erstere der herrschende Baum Skandinaviens geworden ist und im höchsten Masse die Zusammensetzung der Flora und vorzüglich die Entwicklung der Pflanzendecke dieses Landes beeinflusst hat; die Buche hat sich nur im südlichsten Teile des Landes ausgebreitet, hier aber fast in demselben Masse wie weiter im Norden die Fichte Flora und Pflanzendecke beeinflusst.

Die Fichte ist wahrscheinlich schon lange vor der fünften kalten Periode aus ihrer Heimat im nördlichen Asien nach Europa vorgedrungen. Die ältesten bekannten einigermassen sicheren fossilen Reste der Fichte aus dem nördlicheren Europa[204]) sind meines Erachtens diejenigen des Cromer Forestbeds der englischen Grafschaft Norfolk, dessen

Bildung in den älteren Abschnitt der Quartärzeit, vor den Beginn der Periode der maximalen Vereisung Europas, der zweiten Eiszeit im Sinne Penck-Geikie's, fällt.[205]) Wahrscheinlich hatte sich die Fichte schon vor dem Beginne der fünften kalten Periode weit über Europa ausgebreitet und kam in deren Beginne im nördlichen Deutschland in weiter Verbreitung vor. Das bekannte interglaciale Lauenburger Torfmoor, über dessen Bildungszeit viel gestritten wurde,[206]) in welchem sich neben Resten der Kiefer allerdings nur ein sehr wahrscheinlich der Fichte angehörendes Samenkorn fand, sowie das Moor am Elbeufer bei Schulau im holst. Kreise Pinneberg, in welchem zahlreiche sichere Reste der Fichte (Holz und Zapfen mit Samen) gefunden wurden,[207]) stammen wahrscheinlich aus dieser Zeit.[208]) Die Sande, welche das Lauenburger Moor bedecken, sind wohl fluvioglaciale Bildungen der letzten, also der fünften, kalten Periode,[209]) während die glacialen Bildungen, welche es unterlagern, wohl der vierten kalten Periode, also der Periode angehören,[210]) in der sich Steinmann's Mittelterrasse bildete, und das nordische Inlandeis mindestens bis zur unteren Unstrut reichte. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Fichte zu dieser Zeit auch in Skandinavien lebte. Während der fünften kalten Periode verschwand sie allmählich aus dem nördlichen Deutschland, aus Dänemark und Skandinavien, falls sie in letzterem überhaupt vorkam; während des Hochstandes der Periode wuchs sie wohl nur in wenigen, besonders begünstigten Strichen des südlichen Deutschlands in weiterer Verbreitung.[211]) In Russland, wo die Fichte ohne Zweifel im Beginne der fünften kalten Periode weit verbreitet war, wurde sie wohl weit nach Osten und Süden zurückgedrängt. Aus den Gegenden Deutschlands und Russlands, in denen sie während der kalten Periode erhalten blieb, breitete sie sich bei Beginn günstigerer klimatischer Verhältnisse wieder aus. Wie weit sie am Schlusse der kalten Periode in diesen Ländern nach Norden bezw. Westen aus Süden bezw. Osten vorgedrungen war, lässt sich nicht sagen; nach der skandinavischen Halbinsel scheint sie, wie bereits mehrfach hervorgehoben wurde, damals noch nicht gelangt zu sein, wenigstens sind bis jetzt von ihr noch keine Reste in aus jener Periode stammenden Ablagerungen gefunden worden.[212]) Es standen ihr am Schlusse der Periode zwei Wege zur Verfügung, auf denen sie schrittweise und in kleinen Sprüngen aus dem

russisch-deutschen Gebiete nach der skandinavischen Halbinsel gelangen konnte, von welchen der eine über die dänische Landbrücke, der andere durch das nördliche Finnland nördlich des bottnischen Meerbusens führte. Ueber den Ancylussee, welcher wohl noch am Ausgange der kalten Periode, wenigstens im nördlichen Teile, annähernd den Umfang der heutigen Ostsee besass, konnte die Fichte höchstens im Gebiete der Ålands-Inseln und des Nordquarkes sprungweise hinübergelangen. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass die Fichte gegen Schluss der kalten Periode an den beiden genannten Landbrücken, d. h. in der Gegend der Elbemündung sowie im nördlicheren Teile der finnländischen Provinz Osterbotten oder in den im Osten nach dem Weissen Meere zu an diesen angrenzenden Gegenden,[213]) angelangt war. Wahrscheinlich erfuhr damals aber nicht nur ihre Ausbreitung eine Hemmung, sondern es wurde sogar, vorzüglich im nordwestlichen Deutschland, das Gebiet, welches sie sich in der kalten Periode erworben hatte, wieder verkleinert. Denn es ist, wie im vorigen Kapitel dargelegt wurde, sehr wahrscheinlich, dass gegen Schluss der kalten Periode während eines Zeitabschnittes, in welchen die Ancylussenkung fiel, die Sommer kühler und niederschlagsreicher, die Winter gemässigter und niederschlagsreicher als diejenigen der Jetztzeit waren. Diese Periode muss klimatisch sehr ungünstig für die Fichte, einen Baum des nördlichen kontinentalen Asiens, welcher nicht im stande war, im westlichen Europa eine grössere Verbreitung zu erlangen, gewesen sein; und zwar muss die Fichte damals, je weiter nach Westen, destomehr gelitten haben. Langsam folgte auf diese Gebietsverkleinerung, die sich wahrscheinlich in ganz Europa einstellte, nach der Rückkehr günstigerer klimatischer Verhältnisse eine erneute Ausbreitung, welche wohl noch im Beginne der heissen Periode anhielt. Dann aber, mit Zunahme des kontinentalen Charakters des Klimas, erfolgte von neuem eine Hemmung der Ausbreitung, und darauf eine Verkleinerung des bisherigen Gebietes des in Europa zu dieser Zeit an solche Verhältnisse nicht mehr angepassten Baumes. Während er in der Periode der Ancylussenkung am meisten im westlichen Deutschland in der Nähe der dänischen Landbrücke gelitten hatte, hatte er jetzt am meisten im Osten, in den russischen Ostseeländern, zu leiden. Wohl nur langsam gelang es ihm, sich an das Klima der heissen Periode anzupassen; wahrscheinlich erst im Ausgange

des heissesten Abschnittes der Periode war er soweit erstarkt, dass er sich wieder energisch auszubreiten vermochte. Damals wahrscheinlich gelang es ihm, nicht nur nördlich des bottnischen Meerbusens, sondern wohl auch weiter im Süden, über die Nordquarken- und Ålandsbrücken — ob auch über die Mittelbankbrücke? —, bevor diese Brücken wieder, wenigstens auf grösseren Strecken, vom Meere bedeckt wurden, und zwar wahrscheinlich je weiter im Süden, desto später, nach der skandinavischen Halbinsel vorzudringen. Von dieser oder direkt von Russland gelangte er wahrscheinlich noch in diesem Abschnitte nach den schwedischen Ostseeinseln, wenigstens nach Gotland. Während des letzten, wahrscheinlich nur kurzen Abschnittes der heissen Periode hat die Fichte in Skandinavien wohl nur eine unbedeutende Verbreitung erlangt. Während der kühlen Periode verlor sie ohne Zweifel wieder einen sehr grossen Teil ihres in der vorhergehenden Periode erworbenen Gebietes, und zwar vorzüglich im Süden, und erst während der zweiten heissen Periode hat sie sich weiter, im Norden vielleicht im wesentlichen schon bis zu ihren heutigen Grenzen, ausgebreitet. Im südlichen Skandinavien erfolgte eine energische Ausbreitung des Baumes erst gegen Schluss und vorzüglich nach Ausgang des heissesten Abschnittes dieser Periode, in deren erstem Abschnitte noch die Laubhölzer hier allgemein vorherrschten,[214]) während sie weiter im Norden schon früher stattfand.[215]) Da infolge der Art der Einwanderung und Ausbreitung der Fichte ihre ersten fossilen Reste, je weiter nach Süden, desto jünger werden, und in gleichaltrigen Ablagerungen ihre Reste nach dem Süden zu abnehmen, so kann man leicht zu der Ansicht gelangen, dass sie auf der Halbinsel von Norden, von der finnischen Landbrücke her, vorgedrungen sei, während sie, wie soeben gesagt wurde, nach den Gegenden der skandinavischen Endigungen der Quarken- und Ålandsbrücken direkt von Osten und nicht sehr viel später als nach dem westlichen Ende der finnischen Brücke gelangt ist. Wenn die Fichte von Norden her vorgedrungen wäre, so würde sie in die Gegend der Endigungen der Ålandsbrücken wahrscheinlich erst sehr spät gelangt sein; denn ihre Wanderung geht wohl recht langsam vor sich, wenn sie auch infolge ihrer biologischen Eigenschaften,[216]) welche ihr ein Uebergewicht über fast alle in gleicher Weise wie sie an das Klima angepassten Gewächse verleiht,

noch in klimatischen Abschnitten zu wandern vermag, in welchen sich diese nicht mehr ausbreiten können. Wohl erst während der zweiten heissen Periode ist[217]) die Fichte nach Norwegen, mit Ausnahme seines nördlichsten Teiles, in welchen sie wahrscheinlich schon früher eingedrungen war, und zwar durch eine Anzahl Pässe[218]) der Grenzgebirge, gewandert. Die zweite kühle Periode führte von neuem eine Verlangsamung, streckenweise, vorzüglich im Westen, wohl eine vollständige Unterbrechung der Ausbreitung und stellenweise vielleicht sogar eine Verkleinerung des Gebietes herbei. Mit Rückkehr trockenerer, wärmerer Sommer und kälterer Winter in der Jetztzeit begann von neuem eine energische Ausbreitung des Baumes, die auch in der Gegenwart, in welcher sie durch den Menschen mit und ohne Absicht ausgiebig unterstützt wird, andauert und wohl auch, falls der Mensch nicht störend eingreift und das Klima keine für die Fichte ungünstige Aenderung erfährt, noch lange Zeit anhalten wird, da die Fichte noch weit von den ihr gegenwärtig durch ihre Anpassung an die belebte wie die unbelebte Natur gesetzten Grenzen entfernt ist.[219]) In manchen Gegenden des südlichen Schwedens, z. B. in Oestergötland, scheint die Fichte erst in der Jetztzeit ihre weite Verbreitung erlangt zu haben,[220]) doch war sie dort ohne Zweifel bereits in der zweiten heissen Periode vorhanden, was sich nicht nur für die im Norden an Oestergötland grenzende Landschaft Nerike,[221]) sondern auch für die im Westen angrenzende Landschaft Westergötland mit ziemlicher Bestimmtheit behaupten lässt.[222])

In manchen Punkten nicht unwesentlich von den hier vorgetragenen weichen die Ansichten ab, welche sich die skandinavischen Forscher vorzüglich auf Grund der fossilen Fichtenfunde über die Einwanderung dieses Baumes nach Skandinavien und seine Ausbreitung in diesem Lande gebildet haben. Nach SERNANDER's Ansicht[223]) ist die Fichte in der atlantischen Periode nach dem Maximum der Litorinasenkung nach Skandinavien gewandert und hat im Beginne der subborealen Periode begonnen, festen Fuss in den centralen Teilen Skandinaviens zu fassen. Ihre Hauptausbreitung verlegt er in die zweite kühle — subatlantische — Periode.[224]) Er nimmt mit NATHORST[225]) an, dass sie sowohl über die Ostsee, und zwar teils über die Insel Gotland, teils über die Ålands- und Quarken-Inseln, als auch nördlich des bottnischen Meerbusens gewandert ist.[226]) Nach TOLF[227]) ist die

Fichte nach Norrland wahrscheinlich nördlich vom bottnischen Meerbusen, und zwar vielleicht schon vor, aber sicher gleichzeitig mit dem Maximum der Litorinasenkung eingewandert, während[228]) sie nach dem südlichen Schweden (Småland), wie auch Nathorst annimmt, über Åland und Gotland mindestens nicht zeitiger als am Schluss dieser Senkung eingewandert ist. Tolf's Ansicht schloss sich Andersson[229]) anfänglich an, später[230]) jedoch nimmt er an, dass sich in Norrland die ersten Reste der Fichte in Ablagerungen finden, die aus einer Zeit stammen, welche „eher etwas nach als vor dem Maximum der postglacialen [Litorina-] Senkung liegt, aber hier doch nicht mit dem salzigsten Stadium des Litorinameeres zusammenzufallen braucht,[231]) während dessen die Fichte höchst wahrscheinlich eingewandert war". Weiter nach Süden werden die Fichtenreste immer jünger, sie sind im südlichen Norrland und im mittleren Schweden alle unbedingt jünger als die älteren dort gefundenen Reste der Eiche. In Mittelschweden ist die Fichte erst lange nach dem höchsten Stande des Litorinameeres zur Herrschaft gelangt.[232]) Alle Beobachtungen sprechen nach seiner Meinung dafür, dass einer der frühesten und wichtigsten Einwanderungswege der Fichte nach Schweden über die Quarkeninseln geführt hat.

Ich vermag diesen Anschauungen der skandinavischen Forscher nicht beizustimmen. Mir erscheint es ganz unwahrscheinlich, dass ein gegen insulares Klima so empfindlicher Baum[233]) wie die Fichte, welcher, wie bereits gesagt wurde, sich selbst im Westen des südlicheren Europas, wo er doch seit langer Zeit Gelegenheit gehabt hätte, sich an mehr oder weniger insulares Klima anzupassen, diesem nur wenig angepasst und sich nur unbedeutend ausgebreitet hat, und noch dazu eine Ostform desselben, welche doch während der ersten heissen Periode unter extrem kontinentalem Klima gelebt hatte, im stande war, in der auf die erste heisse Periode folgenden kühlen Periode, und noch dazu in deren kühlstem Abschnitte, nach Westen, nach Skandinavien, dessen Klima damals zweifellos selbst im Ostseegebiete einen recht insularen Charakter besass, zu wandern. Die Verbreitung, welche die Fichte gegenwärtig in Norwegen besitzt, spricht meines Erachtens auch dafür, dass sie nicht in der ersten kühlen Periode, in welcher Schweden ungefähr ein Klima wie gegenwärtig West-Norwegen besass, nach Skandinavien eingewandert sein kann. Denn die isolierten Vorkommnisse

in manchen Gegenden Norwegens[234]) sind meines Erachtens, wenigstens meist, nicht als Vorposten des sich ausbreitenden Baumes, sondern als Reste eines früheren grösseren Gebietes desselben, welches er sich in der zweiten heissen Periode erworben hatte und welches in der zweiten kühlen Periode teilweise wieder zerstört wurde, anzusehen. Dass die Fichte gegenwärtig in vielen Gegenden Norwegens sich ausbreitet oder wenigstens ausbreitungsfähig ist, widerspricht dieser Annahme nicht. Ebenso spricht die Art und Weise des Vorkommens der Fichtenreste durchaus für meine Annahme. In der ersten heissen Periode, in welcher sich nur im beschränktesten Umfange Moor-, Tuff- sowie fluviatile und lacustrine Ablagerungen bildeten, war sehr wenig Gelegenheit für eine Konservierung von Resten dieses damals, wenn auch erst am Schlusse des heissesten Abschnittes, zwar wohl schon in der Gegend der skandinavischen Endigung der Süd-Ålandsbrücke, also in Södermanland, vorkommenden, aber wohl nur sehr wenig verbreiteten, vielleicht nirgends, wenigstens im Süden, grössere Wälder bildenden Baumes. Bedeutend mehr Gelegenheit zur Konservierung von Baumresten bot sich in der folgenden ersten kühlen Periode; dass trotzdem aus dieser Periode nur wenige Fichtenreste herstammen, und sie, je weiter nach Süden, desto spärlicher werden, ist, wie schon gesagt wurde, darauf zurückzuführen, dass das Klima in dieser Periode, je weiter nach Süden, desto ungünstiger für die Fichte, desto günstiger[235]) aber für die Laubbäume war, so dass sich die Fichte nicht nur nicht auszubreiten vermochte, sondern wohl noch einen sehr grossen Teil des in der vorigen Periode erworbenen Gebietes verlor. Erst während der zweiten heissen Periode vermochte der Baum sich auch im Süden energisch auszubreiten, die Bestände der Laubbäume zu sprengen und diese soweit zu vernichten, dass sie in der zweiten kühlen Periode, während deren Höhepunktes auch für sie die klimatischen Verhältnisse nicht sehr günstig waren, nicht wieder im stande waren, die Fichte, deren klimatische Bedürfnisse während der ersten kühlen Periode wahrscheinlich eine nicht unbedeutende Aenderung erfahren hatten, sodass sie durch das insulare Klima der zweiten kühlen Periode verhältnismässig wenig zu leiden hatte, wenigstens in umfangreicherem Masse, zu verdrängen. Dass die im Eichengebiete Mittelschwedens gefundenen Fichtenreste sämtlich jünger als die dortigen älteren fossilen

Eichenreste sind, ist nicht auffällig, denn die Eiche ist, wie sogleich eingehender dargelegt werden wird, in diesen Teil Skandinaviens wohl schon im ersten Abschnitte der heissen Periode, also vor der Fichte, eingewandert.

Ohne Zweifel sind mit der Fichte zusammen auch manche Sträucher und vorzüglich Kräuter nach Skandinavien gelangt. Die meisten von denjenigen Phanerogamenarten jedoch, welche heute in Skandinavien mehr oder weniger regelmässig in der Gesellschaft der Fichte wachsen, sind auch — zum Teil vielleicht sogar ausschliesslich — schon vorher, zusammen mit der Kiefer oder noch früher, nach Skandinavien gewandert. Während es, wie wir gesehen, zweifelhaft gelassen werden muss, ob die Fichte von Süden her über die Mittelbankbrücke nach Skandinavien gelangt ist, ist es sehr wahrscheinlich, dass auf diesem Wege Kräuter, welche sich in den südlich der Ostsee gelegenen Ländern hauptsächlich gleichzeitig mit der Fichte und in deren Gesellschaft ausgebreitet haben, nach Skandinavien gelangt sind, so z. B., wie bereits gesagt wurde, *Galium rotundifolium L.*, welches nur auf den Inseln Oeland und Gotland, und zwar vielleicht ausschliesslich im Kiefernwalde, vorkommt.

Die Buche[236]) war während der fünften kalten Periode in Mitteleuropa wohl vollständig auf den Südwesten und Südosten beschränkt und drang von hier nach Rückkehr günstigerer Verhältnisse wieder nach Norden vor. Das ausgeprägt insulare Klima des letzten Abschnittes der kalten Periode verlangsamte ihre Ausbreitung wohl nur unbedeutend; dagegen erfuhr während des heissesten Abschnittes der heissen Periode ihr Gebiet wieder eine bedeutende Verkleinerung. Wohl erst spät, gegen Schluss des heissesten Abschnittes, hatte sie sich soweit an das Klima angepasst, dass sie im stande war, sich wieder auszubreiten. Durch diese Neuausbreitung gelangte sie auch nach Skandinavien, und zwar wahrscheinlich zuerst von Westen, von Grossbritannien, über das trockene Nordseebecken, und erst später von Süden über die dänische Landbrücke. Ihr Vordringen aus Süden erfolgte wohl erst in dem letzten, kurzen Abschnitte der Periode, nicht lange bevor die heutigen Meeresstrassen zwischen Nordsee und Ostsee entstanden,[237]) durch welche die Verbindung zwischen Skandinavien und Norddeutschland aufgehoben wurde; die Insel Bornholm hatte sich

damals bereits von der Landbrücke losgelösst, wie das Fehlen der Buche auf ihr erkennen lässt.[238] Die von Grossbritannien eingewanderten Individuengruppen der Buche drangen auf der Halbinsel nur langsam nach Osten vor, sie gelangten wahrscheinlich nicht früher oder nur unbedeutend früher als die von Süden kommenden in das südöstliche Schweden.[239] Damals, als die Buche in diesen Teil Skandinaviens eindrang, war nicht nur die südgotländische Brücke bereits wieder zerstört, sondern es war auch Oeland nicht mehr in Verbindung mit der gegenüberliegenden Küste Smålands; nach beiden Inseln ist die Buche spontan nicht mehr gelangt.[240] Im Beginne der ersten kühlen Periode breitete sich die Buche zweifellos recht bedeutend aus; sie verlor aber wohl, da sie während der ersten heissen Periode ohne Zweifel recht empfindlich geworden war, im kühlsten Abschnitte wieder einen Teil dieses Gebietes, wenigstens im Westen,[241] worauf sie sich im letzten Abschnitte dieser Periode und im ersten kühleren Abschnitte der zweiten heissen Periode von neuem ausbreitete. Im heissesten Abschnitte der zweiten heissen Periode wurde das Gebiet wieder bedeutend, wahrscheinlich unter seinen jetzigen Umfang, verkleinert. Im letzten Abschnitte dieser Periode sowie in der zweiten kühlen Periode und in der Jetztzeit vermochte die Buche das verlorene Gebiet nicht wieder zu gewinnen, da die Fichte, wie vorhin gesagt wurde, sich energisch ausbreitete. Da die Fichte eine bedeutendere Anpassungsfähigkeit an das Klima als die Buche besitzt, geringere Anforderungen als diese an den Boden stellt und ihr auch in mancher anderer Beziehung überlegen ist, so hat sie diese sogar stellenweise verdrängt.[242]

Fichte und Buche waren wohl die letzten Baumarten, welche nach dem Höhepunkte der fünften kalten Periode nach Skandinavien eingewandert sind. Ein Teil seiner heutigen Bäume war, wie bereits dargelegt wurde, schon in der kalten Periode eingewandert, die Einwanderung der übrigen (mit Ausnahme der Fichte und Buche) fällt in den ersten Abschnitt der ersten heissen Periode. Zu diesen gehören auch die beiden Eichen, die Sommereiche (*Quercus pedunculata Ehrh.*) und die Wintereiche (*Quercus sessiliflora Sm.*). Beide Bäume, welche schrittweise und in kleinen Sprüngen zu wandern im stande sind,[243] drangen wahrscheinlich ungefähr gleichzeitig[244] im ersten Abschnitte der heissen Periode[245] von Süden her über die dänische

Landbrücke nach Skandinavien vor, in dessen südlichem Teile, namentlich auf dem fruchtbaren Boden des ehemaligen baltischen Eismeeres, sie sich — und zwar vorzüglich die Sommereiche, die Wintereiche hat wohl stets eine viel unbedeutendere Verbreitung besessen — vor Beginn des heissesten Abschnittes wahrscheinlich recht weit — wohl bis zum südlichen Norwegen — ausbreiteten. Zu der Zeit, als sich die Mittelbankbrücke so weit ausgebildet hatte, dass sie von den Eichen überschritten werden konnte, vermochten sich diese hier wohl nur noch an den Ufern grösserer Ströme weiter auszubreiten,[246]) und an diesen sind sie, oder vielleicht ausschliesslich die Sommereiche, hier wohl auch nach Skandinavien vorgedrungen.[247]) Dagegen konnten damals beide Bäume energisch von Westen her über das trockene Nordseebecken vordringen;[248]) die aus dieser Richtung kommenden Individuengruppen haben sich wahrscheinlich vorzüglich im westlichen Teile der Halbinsel ausgebreitet. Hier war ihnen noch lange eine energische Ausbreitung möglich,[249]) als sie sich im Osten nur noch in ganz beschränktem Masse auszubreiten vermochten. Wahrscheinlich konnten sie an der norwegischen Westküste strichweise sogar während des heissesten Abschnittes der Periode grössere Wanderungen ausführen,[250]) während sie zu dieser Zeit im Osten wieder einen grossen Teil ihres Gebietes verloren. Hauptsächlich die Wintereiche hatte unter dem damaligen Klima zu leiden. Im kurzen letzten Abschnitte der heissen Periode und im Beginne der ersten kühlen Periode breiteten sich die Eichen im Osten wieder aus, verloren aber, vorzüglich die Sommereiche, zweifellos während des kühlsten und feuchtesten Abschnittes wieder einen Teil ihres Gebietes, wenn auch nicht annähernd einen so grossen wie im Westen, wo sie, vorzüglich die Sommereiche, damals wohl weniger verbreitet waren als gegenwärtig. Im Osten wie im Westen begannen sie sich nach Ausgang dieses wahrscheinlich nur kurzen Abschnittes wieder auszubreiten, und ihr Gebiet erreichte in dem wohl recht langen ersten Abschnitte der zweiten heissen Periode den grössten Umfang, welchen es — nach der kalten Periode —, wenigstens im östlichen Skandinavien, überhaupt besessen hat. Dann wurde es andauernd verkleinert; zunächst im Osten durch das kontinentale Klima des heissesten Abschnittes, darauf im letzten Abschnitte der Periode, zunächst vorzüglich im Osten, durch die energische Ausbreitung der

Fichte,[251]) welche während des ersten Abschnittes der kühlen Periode andauerte und erst in deren kühlstem Abschnitte zum Stillstande gelangte, als auch, vorzüglich im Westen, das Klima für die Eichen, vorzüglich die Sommereiche, ein ungünstiges war und wenigstens im Westen eine weitere Verkleinerung ihres Gebietes herbeiführte. Als mit Ausgang des kühlsten Abschnittes die klimatischen Verhältnisse für die Eichen wieder günstiger wurden, begann auch eine erneute Ausbreitung der Fichte, welche noch gegenwärtig, durch den Menschen mit und ohne Absicht gefördert, anhält und fortdauernd das Gebiet der Eichen, welches auch direkt durch den Menschen verkleinert wurde und noch wird, weiter in seinem Umfange beschränkt.

Die Ansichten der skandinavischen Pflanzengeographen über die Einwanderung der Eichen nach Skandinavien und deren weitere Schicksale in diesem Lande weichen nicht unwesentlich von den im Vorstehenden entwickelten ab. Nach Andersson[252]) wanderte die Eiche gegen Schluss der Ancyluszeit aus Dänemark nach Schonen ein, breitete sich vor Beginn der postglacialen Senkung längs der Küsten des südlichen Schwedens aus und drang von diesen in die höher gelegenen Gegenden Göta- und Svealands ein. Während der postglacialen Senkung und noch eine bedeutende Spanne Zeit während der folgenden Hebung des Landes zu seinem heutigen Niveau, während welcher sie sich auf dem sich erhebenden Grunde des Litorinameeres ausbreitete, war die Eiche der herrschende Waldbaum des skandinavischen Südens. Auch nach Sernander's Ansicht[253]) hat die Eiche, und zwar die Sommereiche, gegen Schluss der Ancyluszeit, in der borealen Periode, ihre Einwanderung nach Skandinavien begonnen. Diese erfolgte im breiten Strome über das Meer, welches sie nicht hinderte, von den gegenüberliegenden Küsten nach dem südlichen Skandinavien. Die Eiche breitete sich in dem der atlantischen Periode angehörenden Abschnitte der Litorinazeit, in welchem ein Teil der Eichenwälder durch die Buche zersprengt wurde, bis weit nach Norden aus; vielleicht erst damals gelangte sie nach Gotland.[254]) In diese Periode fällt auch die Ausbreitung der Wintereiche. In der klimatisch ungünstigen subatlantischen Periode wurde das Gebiet der Eiche nicht nur durch das Klima, sondern auch durch die Fichte, welche schon im Beginne der subborealen

Periode in den centralen Teilen Skandinaviens festen Fuss gefasst hatte und sich in dieser Periode weiter ausbreitete, sehr verkleinert.

Ungefähr gleichzeitig mit den Eichen sind auch mehrere andere Baumarten nach Skandinavien gewandert, so z. B. die grossblättrige Linde (*Tilia grandifolia Ehrh.*),[255] die Feldulme (*Ulmus campestris Sm.*), die Weissbuche (*Carpinus Betulus L.*) und die Eibe (*Taxus baccata L.*), von denen die drei zuerst genannten gegenwärtig auf den Süden Skandinaviens beschränkt sind. Die kleinblättrige Linde (*Tilia parvifolia Ehrh.*) und die Bergulme (*Ulmus montana With.*)[256] sind wohl schon einige Zeit vor den Eichen nach Skandinavien gelangt. Noch früher als beide ist der Haselstrauch (*Corylus Avellana L.*)[257] dorthin gewandert; seine Einwanderung und Ausbreitung begannen schon im letzten Abschnitte der kalten Periode, doch haben beide wohl erst in der heissen Periode weitere Fortschritte gemacht. Alle diese Einwanderer besassen wie die Eichen im ersten Abschnitte der zweiten heissen Periode ein wesentlich grösseres Gebiet als gegenwärtig. Dieses Gebiet wurde im heissesten und hauptsächlich im letzten Abschnitte der zweiten heissen Periode vorzüglich im Norden und Westen und dann in den wärmeren Abschnitten der zweiten kühlen Periode vorzüglich im Süden und Osten durch die Fichte sehr verkleinert, deren Ausbreitung noch in der Jetztzeit anhält und das Gebiet der Laubbäume weiter verkleinert. Im kühlsten Abschnitte der zweiten kühlen Periode, in welchem die Fichte unter der Ungunst des Klimas litt, waren auch die Laubbäume nicht nur nicht im stande sich auszubreiten, sondern verloren wahrscheinlich, vorzüglich im Westen, noch einen Teil ihres Gebietes, welchen sie in der klimatisch für sie günstigen Folgezeit, da sich nun auch die ihnen fast in jeder Beziehung überlegene Fichte wieder energisch und schneller als sie ausbreitete, nicht wieder zu gewinnen vermochten. Bei einigen Arten haben sich bis zur Gegenwart jenseits der Nordgrenze des heutigen Hauptgebietes, zum Teil recht weit von diesem entfernt, an besonders günstigen Oertlichkeiten Reste des grossen Gebietes des ersten Abschnittes der zweiten heissen Periode erhalten, so z. B. bei dem Haselstrauche[258] und der Bergulme.[259]

†††

Während der ersten heissen Periode wanderten nach Skandinavien nicht nur von zahlreichen in der kalten Periode eingewanderten Arten krautiger Gewächse, sondern auch von mehreren damals eingewanderten Holzgewächsen, und zwar sowohl Sträuchern wie Bäumen, neue, dem veränderten Klima angepasste Individuengruppen oder Formen ein und traten strichweise, vorzüglich im Osten, an die Stelle der bisherigen Individuengruppen oder Formen, welche meist weiter nach Westen vordrangen, im Osten sich aber nur zum Teil dem veränderten Klima anzupassen vermochten. Zu den Bäumen, bei denen eine Einwanderung neuer Individuengruppen während der heissen Periode stattfand, gehört die Kiefer. Während das Gebiet der bisherigen skandinavischen Form, welche, wie wir im Vorausgehenden gesehen haben, schon recht frühzeitig in der kalten Periode nach Skandinavien eingewandert war, sich verkleinerte, wanderte von Osten und Süden her, anfänglich wahrscheinlich über die Mittelbankbrücke und über die sich im Norden an diese anschliessenden Brücken, später, während des Hochstandes der Periode, auch über die erweiterte dänische Brücke, eine neue, an extrem kontinentales Klima und an Salzen armen Boden angepasste Form nach Skandinavien ein,[260]) und breitete sich dort, vorzüglich in den Sandgegenden, aus.[261]) In der Gesellschaft dieser Kieferform befanden sich ohne Zweifel zahlreiche Kräuter, welche bis dahin Skandinavien fremd waren, so z. B. *Dianthus arenarius, Gypsophila fastigiata* und *Astragalus arenarius*, deren Einwanderung bereits besprochen wurde. Während die einheimische Kieferform im östlichen und südlichen Skandinavien anfänglich durch die neu einwandernde überall von den trockenen Oertlichkeiten verdrängt wurde, gelang es ihr ohne Zweifel im Laufe der Periode, sich an für sie besonders günstigen Stellen, an denen sie vor Konkurrenten bewahrt blieb, an das veränderte Klima anzupassen und sich dann von neuem auszubreiten. Nicht nur das Gebiet der ursprünglichen Form, sondern auch dasjenige der neu eingewanderten Form und das von der alten Form nach ihrer Neuanpassung erworbene erfuhren ohne Zweifel während des Höhepunktes der Periode eine weitgehende Verkleinerung; so trockene Striche wie die beiden grossen schwedischen Ostseeinseln[262]) und die Küstengegenden des Südostens und Südens der Halbinsel waren in diesem Zeitabschnitte

fast vollständig waldlos. Die während der heissen Periode nach Skandinavien eingewanderte Kieferform sowie die damals dort durch Neuanpassung entstandenen Individuengruppen haben in der ersten kühlen Periode wieder einen sehr grossen Teil ihres Gebietes, vorzüglich im Westen, verloren.

**

Im Gegensatz zu den meisten waldbewohnenden Formen der zweiten Gruppe können die dauernd oder alljährlich während längerer Perioden an der Oberfläche nassen Boden oder das Wasser selbst bewohnenden Formen dieser Gruppe sämtlich in grösseren Sprüngen wandern. Ihre Keime besitzen zwar meist keine besonderen Einrichtungen für einen Transport durch Wind, Tiere oder Wasser, vermögen sich aber leicht durch nasse zähe Bodenmasse oder durch Fadenalgen so fest an den Körper von Vögeln oder Säugetieren anzuheften, dass sie von diesen über weite Strecken verschleppt werden können. Gelegenheit, dass ihre Keime sich in dieser Weise an Tiere anheften und von diesen über weitere wie kürzere Strecken verschleppt werden, bietet sich für diese Formen sehr häufig, da sich an zahlreichen ihrer Wohnstätten sehr häufig Tiere, vorzüglich Vögel, aufhalten, welche grössere oder kleinere Wanderungen unternehmen. Trotz ihrer Fähigkeit, mit Hülfe von Tieren, vorzüglich von Vögeln, weite sprungweise Wanderungen auszuführen, sind viel weniger nasse Orte bewohnende Formen dieser Gruppe nach Skandinavien gelangt als man nach einem Vergleiche der Klima- und Bodenverhältnisse sowie der Pflanzendecke dieses Landes mit denjenigen der gegenüberliegenden Küstenländer erwarten sollte. Es ist dies, sowie der Umstand, dass viele Formen, wie sich aus ihrer unbedeutenden Verbreitung erkennen lässt, offenbar erst sehr spät nach Skandinavien gelangt sind, darauf zurückzuführen, dass von einem grossen Teile der nicht allgemein verbreiteten Formen der bezeichneten Küstenländer nur selten einmal Keime nach Skandinavien, welches noch während eines grossen Teiles des ersten Abschnittes der ersten heissen Periode fast überall von seinen Nachbarländern durch breite Wasserflächen getrennt war, verschleppt worden sind, und dass die meisten von diesen nach Oertlichkeiten gelangt sind, wo sie nicht aufgehen oder wo sich aus ihnen doch nicht sich länger erhaltende und sich fortpflanzende Individuen entwickeln konnten. Wesentlich

anders würden sich die Verhältnisse gestaltet haben, wenn Skandinavien bereits im Beginne der heissen Periode vollständig mit seinen Nachbarländern zusammengehangen hätte, oder wenn wenigstens schon damals neben der dänischen Landbrücke, über welche die meisten skandinavischen nasse Orte bewohnenden Formen in kleinen Sprüngen nach Skandinavien eingewandert sind, noch andere Landbrücken bestanden hätten, über welche Formen mit Hülfe von Vögeln in kleinen Sprüngen hätten vordringen können. Als sich neben der dänischen Landbrücke noch andere ausbildeten, und als sich die erstere bedeutend verbreiterte, war das Klima wohl bereits so trocken geworden, dass eine Einwanderung dieser Formen in kleineren Sprüngen nur noch an den Ufern der die Landbrücken durchschneidenden Ströme stattfinden konnte und sich die Formen auch auf der Halbinsel nur noch an diesen auszubreiten vermochten. Im Beginne der Periode sind auch über die dänische Landbrücke nur wenige dieser Formen nach Skandinavien vorgedrungen. Denn zu dieser Zeit waren dort die für ihre Ansiedlung geeigneten Oertlichkeiten noch von einer kräftigen aus der kalten Periode herstammenden Vegetation, welche sich den langsam und noch nicht bedeutend veränderten Verhältnissen angepasst hatte, bewohnt, und diejenigen Stellen, nach welchen ihre Keime am häufigsten gelangten, trugen wohl gerade die üppigste Vegetation, da die Vögel, durch welche die Keime nach Skandinavien verschleppt wurden, ohne Zweifel die am dichtesten bewachsenen Oertlichkeiten aufsuchten. Hierzu kommt noch, dass die Individuengruppen dieser Formen damals ohne Zweifel, wenigstens zum Teil, sehr fest an die spezielle Natur ihrer Wohnstätten angepasst waren, wie wir dies heute in Mitteleuropa bei recht zahlreichen Formen beobachten, und die ihre Ausbreitung erschwerenden oder gänzlich verhindernden Eigenschaften erst, als das Klima sich in bedeutendem Masse demjenigen ihrer Ursprungsstellen näherte, dauernd oder wenigstens bis zum Wiedereintritt ungünstiger Verhältnisse verloren. Erst damals, als auch die Einwanderer der kalten Periode der Veränderung des Klimas mit ihrer Anpassung nicht mehr zu folgen vermochten, und sich deshalb ihre dichten Bestände in den Sümpfen, auf den Wiesen, an den Ufern und im Wasser selbst mehr und mehr lichteten, vermochten diese Formen in grösserer Anzahl einzuwandern und sich weiter auszubreiten. Während des heissesten Abschnittes der

heissen Periode erfuhren sie, wie die Waldpflanzen, durch Veränderung des Charakters ihrer Wohnstätten, welche mehr und mehr austrockneten, in den heisseren östlichen Teilen wieder eine mehr oder weniger bedeutende Einschränkung ihres Gebietes, welche wohl nicht durch eine fortschreitende Ausbreitung im Westen ausgeglichen wurde. Da, wie bereits dargelegt wurde, das Klima der heissen Periode, nachdem es längere Zeit auf seinem Höhepunkte verharrt hatte, offenbar sehr schnell wieder kühler und feuchter wurde, so vermochten die meisten der nasse Oertlichkeiten bewohnenden Formen der zweiten Gruppe die während des heissesten Abschnittes der Periode entstandenen Lücken ihrer Gebiete nicht wieder auszufüllen, bevor das Klima so ungünstig und die diesem veränderten Klima angepasste Vegetation so üppig wurde, dass sie sich nicht weiter auszubreiten vermochten. Durch die weitere Abnahme der Sommerwärme und Zunahme der Feuchtigkeit während der kühlen Periode entstanden wieder neue Lücken, und zwar hauptsächlich im Westen, wo die Formen während des heissesten Abschnittes der Periode ihre weiteste Verbreitung besessen hatten.

Zu den nasse Oertlichkeiten bewohnenden Formen, welche in der ersten heissen Periode nach Skandinavien eingewandert sind, gehören z. B. *Lathyrus paluster L.*, *Cnidium venosum (Hoffm.)* und *Tithymalus paluster (L.)*.

***

Wir haben im Vorstehenden gesehen, dass in der heissen Periode von Westen, von Grossbritannien, her einige offenbar gegen extrem kontinentales Klima empfindliche Gewächse, nämlich die beiden Papilionaceen *Coronilla Emerus* und *Vicia Orobus*, schrittweise, und zwar wahrscheinlich im Eichenwalde, über das trockene Nordseebecken nach Skandinavien vorgedrungen sind. Dass nicht auch schattenfliehende Formen mit ähnlichen klimatischen Bedürfnissen — also solche der dritten Gruppe — damals in gleicher Weise von Grossbritannien nach Skandinavien gewandert sind, obwohl doch zweifellos während langer Zeit auf dem trockenen Boden des Nordseebeckens zusammenhängende waldfreie Striche die Küsten beider Länder verbanden, dies hat seinen Grund darin, dass diese Formen infolge ihrer langsamen Ausbreitung erst viel später als die Waldbewohner an den Ausgangspunkten der Nordseelandbrücken anlangten, und zwar zu einer

Zeit, als das Klima bereits einen so extrem kontinentalen Charakter angenommen hatte, dass sie das Nordseebecken nicht mehr zu durchqueren vermochten. Würden sie hierzu im stande gewesen sein, so würden sich ohne Zweifel manche von ihnen auf dem Silurkalkboden des südlichen Norwegens erhalten haben. Dass auch von Süden her über die dänische Landbrücke, die doch schon im ersten Abschnitte der heissen Periode, also zu einer Zeit, in welcher das Klima dieser Gegenden für viele Formen der dritten Gruppe durchaus geeignet gewesen sein muss, bestand, keine schattenfliehenden Formen dieser Gruppe schrittweise nach Skandinavien eingewandert sind, beruht darauf, dass diese Formen aus dem Süden Mitteleuropas infolge der ungünstigen Bodenverhältnisse in den im Süden an die Landbrücke angrenzenden Gebieten teils gar nicht, teils erst sehr spät nach der Landbrücke gelangen konnten, als ihnen das Klima nicht mehr gestattete, diese zu überschreiten. Es fehlen Skandinavien somit alle schattenfliehenden Formen der dritten Gruppe mit Ausnahme von einigen sprungweise eingewanderten, von denen *Ranunculus ophioglossifolius Vill.* und *Sisymbrium supinum L.*[263]) bereits oben behandelt wurden. So fehlen z. B. fast alle empfindlicheren Orchidaceen, darunter alle mitteleuropäischen *Ophrys*-Arten ausser *O. muscifera Huds.*, von denen *O. apifera Huds.* noch an der Westküste Irlands vorkommt. *Ophrys muscifera* ist nach Skandinavien aus Grossbritannien, wo sie in England in ziemlich bedeutender Verbreitung — aber nicht in Schottland[264]) — vorkommt, eingewandert. Dass ihr diese Wanderung gelungen ist, ist auf den Umstand zurückzuführen, dass sie viel weniger wärme- und lichtbedürftig als die anderen *Ophrys*-Arten ist und eine viel bedeutendere Anpassungsfähigkeit an den Boden und die pflanzliche Umgebung als jene besitzt. Deshalb konnte sie sehr frühzeitig nach Grossbritannien gelangen, wo sie sich, wenigstens stellenweise, an den Sumpfboden anpasste.[265]) Infolge dieser Anpassung war sie im stande, das Nordseebecken zu queren, noch bevor es auf zusammenhängenden Strichen zwischen beiden Küsten vollständig trocken geworden war, indem sie mit Hülfe der Vögel[266]) sprungweise über die noch vorhandenen Wasserflächen und Sümpfe hinwegwanderte. Sie behielt in Skandinavien die Bodenanpassung, welche sie während der Wanderung besessen hatte, bei,[267]) und breitete sich hier im ersten Abschnitte

der ersten heissen Periode schrittweise sowie in grösseren und kleineren Sprüngen wahrscheinlich sehr weit aus, verlor aber im heissesten Abschnitte der Periode im Osten, und später in der ersten kühlen Periode im Westen einen sehr grossen Teil ihres Gebietes, welchen sie sich nicht wieder zu erwerben vermochte. Gegenwärtig wächst sie in Norwegen im südlichen Teile von Kristiania- (nach Norden bis Ringerike) und Kristianssand-Stift bis Kristianssand, in Trondhjem-Stift bei Snaasen sowie in Nordland bei Gildeskaal nördlich vom Polarkreise, in Schweden in Schonen, Småland, Westergötland, Oestergötland, Nerike, Södermanland, Upland, Gestrikland und Jemtland sowie auf Oeland und Gotland. Die beiden sehr grossen Lücken ihres norwegischen Gebietes sind wohl ursprüngliche. Auf gleiche Weise[268]) wie nach Skandinavien, und zwar aus diesem Lande, ist die Art wohl nach den Ländern östlich von der Ostsee gelangt, in welchen sie in Livland (mit Oesel und Moon), Estland, St. Petersburg, Pskow, im südwestlichen Finnland, im Onegaischen Karelen sowie im Gouv. Olonez vorkommt. In Russland soll sie ausserdem noch im Gouv. Kostroma wachsen.[269]) Aus ihrer Verbreitung lässt sich erkennen, dass sie nach ihren Wohnstätten im nördlicheren Russland nicht aus dem Süden durch das mittlere Russland gewandert sein kann, denn in diesem Falle würde sie sich in dem durchwanderten Gebiete doch wohl in grösserer Verbreitung erhalten haben. Auch durch Mitteleuropa kann sie meines Erachtens nach den russischen Ostseeländern ebensowenig wie nach Skandinavien vorgedrungen sein. Denn sie fehlt dem östlichen Mitteleuropa bis zur Oder wohl ganz und kommt westlich von diesem Flusse im norddeutschen Flachlande nur an sehr wenigen Stellen, und zwar im Ukergebiete bei Friedland (Galenbeck) und im Peenegebiete bei Neubrandenburg, Dargun sowie zwischen Loitz und Gützkow,[270]) vor. Bei Friedland, Neubrandenburg sowie zwischen Loitz und Gützkow scheint *Ophrys muscifera* nur auf torfigen Wiesen[271]) vorzukommen, bei Dargun scheint sie dagegen im Walde zu wachsen.[272]) Nördlich von diesen Oertlichkeiten wächst sie noch auf Seeland,[273]) südlich von ihnen kommt sie erst am Rande des mitteldeutschen Berglandes bei Oranienbaum, Köthen, Bernburg, Stassfurt und Egeln sowie am Huy, und zwar meist in zum Teil recht schattigen und feuchten Wäldern, vor. Weiter im Westen fehlt sie nördlich des Elms, der Gegend von

Braunschweig und Hannover sowie des Weser- und Emsberglandes. Wenn aber die aus dem Süden eingewanderten Individuengruppen so empfindlich gewesen wären, dass sie im heissesten Zeitabschnitte im ganzen östlichen Mitteleuropa und in Norddeutschland zwischen dem Bodegebiete und den Gebieten der Uker und Peene ausstarben, so würden sie sich auch nicht in den zuletzt genannten Gebieten, selbst nicht an einer einzigen Oertlichkeit, und vor allem nicht an einer grösseren Anzahl Stellen in Ost-Skandinavien[274]) haben erhalten können. Es ist somit nur die Annahme zulässig, dass die Art sowohl nach Skandinavien als auch nach dem nördlicheren Russland nicht aus Süden, sondern aus Westen eingewandert ist, und dass auch die Individuen des nördlicheren Teiles des Odergebietes und Seelands Nachkommen solcher westlichen Einwanderer sind, welche von Skandinavien über die dänische Landbrücke in kleineren und grösseren Sprüngen nach Süden vordrangen. Der Zeitpunkt dieser Südwanderung lässt sich ebenso wenig sicher feststellen, wie derjenige der Wanderung der Art von Skandinavien nach Russland. Wahrscheinlich fallen beide Wanderungen noch in den ersten Abschnitt der ersten heissen Periode.[275]) Während des heissesten Abschnittes dieser Periode hat die Art, die ursprünglich wohl nur auf nassem kalkreichem Boden wuchs, stellenweise ihre Anpassung geändert, und sich an das Leben im Laubwalde und auf kalkärmerem Torfboden gewöhnt. In der ersten kühlen Periode hat sie wahrscheinlich den grössten Teil ihres Gebietes auf der dänischen Landbrücke und in den im Süden an diese angrenzenden Gegenden verloren, vielleicht, weil hier der Untergrund meist recht kalkarm ist. In der zweiten heissen Periode hat sie sich hier wieder ein wenig ausgebreitet; damals ist sie nach allen Wohnstätten auf Torfwiesen im nördlichen Teile des Odergebietes von einer Oertlichkeit gelangt. Viel weniger wahrscheinlich als die soeben ausgesprochene Annahme einer Wanderung von *Ophrys muscifera* von Skandinavien nach Russland, und zwar in der ersten heissen Periode, scheint mir die Ansicht zu sein, dass diese Art in Russland während der kalten Periode gelebt hat und von hier, wo sie im Ausgange dieser Periode nach Norden vorgedrungen war, nachdem sie sich an das Klima der heissen Periode etwas angepasst hatte, sprungweise nach Skandinavien gewandert ist, und ebenso diejenige, dass die Erhaltung der

Art nicht nur in Russland sondern auch in Deutschland stattgefunden hat, und das diese, wenigstens hauptsächlich, aus letzterem nach Skandinavien gelangt ist, welches mit der Art ausserdem aus Westen, von Grossbritannien, besiedelt worden ist.

Diese Annahme, welche bei *Ophrys muscifera* sehr unwahrscheinlich ist, scheint mir bei *Sesleria uliginosa Opiz,*[276]) deren Verbreitung in Russland und Skandinavien derjenigen von *Ophrys muscifera* recht ähnlich ist, wahrscheinlicher als eine andere zu sein. *Sesleria uliginosa* scheint auf den britischen Inseln nur in sehr unbedeutender Verbreitung vorzukommen, die herrschende Form der *Sesl. coerulea d. Aut.* scheint *varia Wettst.* zu sein.[277]) Es ist somit sehr wenig wahrscheinlich, dass *S. uliginosa* von dort nach Skandinavien eingewandert ist. Wenn aber doch eine Einwanderung von dort stattgefunden hat, so kann sie, vorausgesetzt, dass die britische Pflanze ihre Anpassung nicht geändert hat, wohl nur in der kalten Periode stattgefunden haben, denn „*Sesl. coerulea*" wächst auf den britischen Inseln[278]) nur in Schottland, in Nordengland sowie in Nord- und Westirland. In Skandinavien wächst *S. uliginosa*[279]) — *S. varia* fehlt hier vollständig — auf der Halbinsel von Schonen, Småland und Halland bis Gestrikland und Jemtland sowie auf Oeland und Gotland, und zwar vorzüglich wie *Ophrys*, und nicht selten in deren Gesellschaft, auf feuchten Wiesen und Weiden.[280]) Im nördlicheren Russland, wo ebenfalls *S. varia* fehlt, wächst sie im Gouv. Kowno, in Kurland, Livland (mit Oesel und Moon), Pskow, Estland, im Gouv. St. Petersburg sowie im südwestlichen Finnland, und zwar — hauptsächlich oder ausschliesslich? — auf Wiesen mit Kalkboden;[281]) ausserdem kommt sie im benachbarten Ostpreussen bei Memel und Crantz vor. Aus Süden kann die Art in der heissen Periode weder nach dem nördlicheren Russland noch nach Skandinavien gewandert sein, denn nirgends tritt sie in Russland[282]) oder in Mitteleuropa[283]) in einer Anpassung auf, welche sie zu solchen Wanderungen befähigt hätte. Dagegen kann sie während des kältesten Abschnittes der kalten Periode sowohl im südlicheren Russland wie im südlicheren Mitteleuropa gelebt haben, nach dessen Ausgang nach Norden, nach den russischen Ostseegegenden sowie nach Skandinavien, gewandert sein, sich hier wie *Potentilla fruticosa*, die *Artemisia*-Arten u. s. w. an höhere Wärme angepasst haben und dann sprungweise durch Vermittlung von Vögeln

ausgebreitet haben.[284]) Die Individuen, welche bei Freienwalde a. O. beobachtet wurden, würden dann wohl[285]) als Nachkommen der Individuengruppe anzusehen sein, welche aus Mitteleuropa nach Skandinavien wanderte. Wahrscheinlich hatte sich diese in Deutschland an höhere Wärme angepasst und sich darauf ausgebreitet, ist aber in der Folgezeit fast vollständig ausgestorben. Noch wahrscheinlicher als diese Annahme scheint mir aber die zu sein, dass *Sesleria uliginosa* nur in Mitteleuropa während der kalten Periode gelebt hat, von hier im Ausgange der Periode nach Skandinavien gewandert ist, sich hier an höhere Wärme angepasst hat und sich darauf nicht nur in Skandinavien selbst ausgebreitet hat, sondern auch von hier, und zwar im ersten Abschnitte der heissen Periode, in kleineren Sprüngen über die damals noch nicht vollständig ausgebildete Süd-Ålandsbrücke nach den russischen Ostseeländern vorgedrungen ist und sich in diesen sowie nach Süden bis in das angrenzende Ostpreussen hinein ausgebreitet hat.

5.

*

Im Vorausgehenden habe ich schon mehrfach darauf hingewiesen, dass sich an die erste heisse Periode eine Periode, die erste kühle Periode, anschloss, deren Sommerklima vorzüglich während ihres Höhepunktes kühler und feuchter, und deren Winterklima gemässigter nicht nur als dasjenige der heissen Periode, sondern selbst als dasjenige der Jetztzeit war, und während welcher die Gebiete der Formen der zweiten und dritten Gruppe sowie derjenigen Formen der ersten Gruppe, welche sich während der ersten heissen Periode an höhere Wärme angepasst hatten, eine bedeutende Verkleinerung erfuhren. Wahrscheinlich erhielt sich während der heissen Periode der kontinentale Charakter des Klimas längere Zeit auf dem von ihm erreichten höchsten Stande, worauf das Klima wieder einen Charakter annahm wie im ersten Abschnitte der Periode. Dieser letzte Abschnitt der heissen Periode war aber, wie schon mehrfach betont wurde, offenbar viel kürzer als der erste, sodass zahlreiche empfindlichere oder Wald oder nasse Oertlichkeiten bewohnende Formen, welche sich während des ersten Abschnittes sehr weit ausgebreitet hatten, und deren Gebiete darauf in dem heissesten Abschnitte entweder direkt durch das Klima oder infolge

des Schwindens oder bedeutender Veränderungen des Waldes oder wegen des Austrocknens ihrer Wohnstätten grosse Lücken erhalten hatten, diese Lücken nur in sehr unbedeutendem Masse wieder zu ergänzen im stande waren. Wahrscheinlich wurde die Feuchtigkeit bald so bedeutend, dass sich in den Hochgebirgen, welche Gletscher trugen, diese bedeutend vergrösserten, und dass sich in anderen, in welchen damals keine vorhanden waren, neue ausbildeten. Hierdurch erfuhr allmählich die Temperatur des Sommers eine nicht unbedeutende Abkühlung, so dass sie während des Höhepunktes der Periode selbst in den niederen Gegenden des centralen Mitteleuropas wohl nicht bedeutender als die gegenwärtig im centralen Irland herrschende war; auch die Temperatur des Winters war wahrscheinlich derjenigen dieses Landes nicht unähnlich. Bestimmte Werte der einzelnen Faktoren des Klimas der kühlen Periode lassen sich aber auch auf Grund der damals entstandenen Lücken der Gebiete der Formen der zweiten und dritten Gruppe nicht angeben, da die Bedürfnisse dieser Formen, vorzüglich in jener Zeit, sowie ihre Anpassungsfähigkeit nicht bekannt sind. Wahrscheinlich war, wie bereits gesagt wurde, der durch die Vergrösserung des Eises auf der skandinavischen Halbinsel auf diese ausgeübte Druck die Ursache, dass sie in der gleichen Weise wie die britischen Inseln, deren Gebirge damals ebenfalls wieder bedeutende Gletscher trugen, eine erneute Senkung erfuhr. Wahrscheinlich begann diese Senkung, die postglaciale oder Litorinasenkung der skandinavischen Geologen, durch welche nicht unbedeutende Strecken Skandinaviens, vorzüglich seines Ostseegebietes, mit Wasser bedeckt wurden, bald nach dem Beginne der kühlen Periode, während ihr Maximum in den kühlsten Abschnitt dieser Periode fällt.[286])

Bei der Zunahme der Niederschläge im Verlaufe des letzten Abschnittes der heissen Periode hatten sich die einzelnen Seeen im Ostseebecken, welche während des heissesten Abschnittes der Periode nicht ausgetrocknet waren, allmählich wieder vergrössert, und die Landbrücken zwischen Skandinavien und den gegenüberliegenden Küsten in gleichem Masse verkleinert; am Schlusse der Periode bestand an Stelle der heutigen Ostsee wohl wieder ein grosser Süsswassersee. Mit fortschreitender Milderung des Klimas begann auch eine Senkung des Ostseegebietes, oder diese wurde doch bedeutender,

mit Ausnahme der südlichen Küsten, welche im Gegenteil aufstiegen.[287]) Da auch das Gebiet der bisherigen Abflussrinnen des Ancylusseees gesenkt wurde, und sich an deren Stelle die heutigen Meeresstrassen zwischen Ost- und Nordsee ausbildeten, so wurde der See wieder zu einem Teile des Ozeans, zum Litorinameere der skandinavischen Geologen. Da dessen Gebiet mit Ausnahme seiner Südküsten allmählich weit unter das Niveau des heutigen Ostseegebietes sank, und somit der Boden der Verbindungsstrassen zwischen Ost- und Nordsee sowie die Schwellen im Ostseebecken östlich von diesen Strassen eine viel tiefere Lage als gegenwärtig erhielten, so konnte in das Litorinameer, welches allmählich die gegenwärtigen Küsten der Ostsee weit überschritt,[288]) viel mehr stark salzhaltiges[289]) und warmes[290]) Tiefenwasser aus der Nordsee eindringen als gegenwärtig aus dieser in die Ostsee eindringt,[291]) und dieses konnte bis in dessen nördliche Becken gelangen. Mit dem salzhaltigen Nordseewasser wanderten auch an Salzwasser angepasste Tiere in das Litorinameer ein und drangen in ihm zum Teil weit über die Grenzen, welche sie gegenwärtig in der Ostsee besitzen, nach Osten und Norden vor; zu ihnen gehört die litorale Litorina litorea L.,[292]) die bis weit nach Norden im bottnischen Busen[293]) gelangte.[294])

Wahrscheinlich besass der kühlste Abschnitt der Periode nur kurze Dauer; die Feuchtigkeit nahm bald wieder ab, die Sommerwärme nahm dagegen wieder zu. Sowohl die Abnahme der Feuchtigkeit als auch die Zunahme der Sommerwärme erfolgten aber viel langsamer als vorher seit dem Höhepunkte der heissen Periode die Zunahme der Feuchtigkeit und die Abnahme der Sommerwärme; beide erreichten auch nicht wieder Masse wie im Verlaufe der heissen Periode.[295]) Doch nahm das Klima, wenigstens grösserer Striche des südöstlichen, centralen und südwestlichen Mitteleuropas, noch einmal, wenn auch wohl nur für kurze Zeit, einen Charakter an, wie ihn gegenwärtig das Klima der Niederungen Ungarns besitzt. In diesen Gegenden erfuhr der Wald wiederum eine sehr bedeutende Verkleinerung, von weiten Strichen schwand er vollständig. In den übrigen Gegenden schwand er dagegen nur von den wärmsten Oertlichkeiten, von exponierten Thalhängen, von Kies-, Sand- und Lössflächen sowie von flachgründigen Felskuppen in niederer Lage. In gleicher

Weise wie die Verkleinerung des Waldes erreichte auch die Austrocknung des nassen Bodens in dieser zweiten heissen Periode nicht den Umfang wie in der ersten heissen Periode. Auch die Veränderungen, welche die Skandinavien umgebenden Meere erfuhren, waren viel unbedeutender als in der ersten heissen Periode. Infolge der Hebung Skandinaviens verkleinerten sich zwar die Nordsee und vorzüglich das ehemalige Litorinameer, welches schon lange vor dem Höhepunkte der zweiten heissen Periode einen Umfang und Charakter wie gegenwärtig die Ostsee besitzt, angenommen hatte, unter ihren heutigen Umfang,[296]) doch gelangte vielleicht nicht einmal die dänische Landbrücke wieder zur vollständigen Ausbildung.[297])

Nachdem der kontinentale Charakter des Klimas den höchsten Grad seiner Ausbildung während der zweiten heissen Periode erreicht hatte, verharrte das Klima wohl längere Zeit in diesem Zustande, dann milderte sich, wie nach der Klimax der ersten heissen Periode, sehr schnell sein Charakter. Es ging aber noch nicht unmittelbar in dasjenige der Jetztzeit über, sondern nahm vielmehr noch einmal einen ähnlichen Charakter wie während der auf die erste heisse Periode folgenden kühlen Periode an,[298]) wenn auch weder die Niederschläge so bedeutend noch die Sommer so kühl wie in jener wurden.[299]) Trotzdem war diese zweite kühle Periode für die Formen der zweiten und dritten Gruppe sehr ungünstig; die Gebiete dieser, welche sich während der zweiten heissen Periode wieder bedeutend, wenn auch nicht entfernt bis zu dem Umfange, welchen sie während der ersten heissen Periode besessen hatten, vergrössert hatten, wurden wieder sehr verkleinert und zerstückelt, allerdings nicht so stark wie im Verlaufe der ersten kühlen Periode. Nach dem Höhepunkte der zweiten kühlen Periode nahmen die Niederschläge langsam wieder ab, die Sommerwärme und die Winterkälte dagegen im gleichen Masse wieder zu, und es bildete sich allmählich das Klima der Jetztzeit aus.[300]) In dieser verstärkt sich der kontinentale Charakter des Klimas andauernd. Die Formen der zweiten und dritten Gruppe sind dem gegenwärtig an ihren nord- und mitteleuropäischen Wohnstätten herrschenden Klima vollständig angepasst; sie sind meist üppig entwickelt und in Ausbreitung begriffen, doch ist diese bei den meisten von ihnen nur unbedeutend, da sich, wie bereits dargelegt wurde, deren

Individuengruppen so fest an die Natur ihrer Wohnstätten angepasst haben, dass sie auch nach benachbarten nur wenig von diesen abweichenden Oertlichkeiten nicht oder nur sehr langsam überzusiedeln im stande sind.[301])

**

Dass auf die erste heisse Periode eine Periode mit einem klimatischen Charakter, wie er im Vorstehenden beschrieben wurde, folgte, lässt sich, wie ich nachgewiesen habe, an der Art der Verbreitung der Formen der zweiten und dritten Gruppe in Deutschland sehr deutlich erkennen. Die grossen Lücken, welche hier die Gebiete der meisten Formen dieser beiden Gruppen besitzen, können nicht durch einen Uebergang des Klimas von dem Zustande, welchen es während des Höhepunktes der ersten heissen Periode besass, zu demjenigen des Klimas der Jetztzeit entstanden sein; selbst wenn sich dieser Uebergang sehr schnell, entweder gleichmässig oder sprungweise, vollzogen hätte, würden sie sich nicht ausgebildet haben. Denn auch im letzteren Falle würden die Gebietslücken den Anforderungen der Formen an die belebte wie die unbelebte Natur entsprechen oder kleiner sein als man hiernach erwarten müsste. Dies ist aber nicht der Fall, sie sind im Gegenteil, trotzdem sich die Formen in der Zeit nach ihrer Entstehung nachweislich bedeutend ausgebreitet haben, wesentlich grösser als die für diese ungeeigneten Gebiete.[302]) Dabei sind sie meist sehr unregelmässig gestaltet; die Formen fehlen vielfach in unmittelbar an ihre Wohnbezirke angrenzenden Strichen, welche für sie geeigneter oder wenigstens ebenso geeignet sind als andere, in denen sie zum Teil in grosser Individuenanzahl und üppiger Entwicklung vorkommen, deren Verhältnisse also ihren Bedürfnissen in jeder Beziehung genügen. Würde das Klima sich seit dem Höhepunkte der heissen Periode nur bis zu seinem heutigen Zustande geändert haben, und würden die Formen schon dadurch so weit ausgestorben sein, so müsste man erwarten, dass sie heute an den Grenzen ihrer Lücken und vorzüglich an solchen Oertlichkeiten, welche ungünstiger sind als andere, an denen sie gelebt haben und von denen sie verschwunden sind, nur in kümmerlicher Entwicklung, teilweise dem Verschwinden nahe, auftreten würden — eine nochmalige Verschärfung des kontinentalen Charakters des Klimas würde hieran nichts

geändert haben —, während sie vielfach gerade hier so individuenreich und üppig entwickelt auftreten wie kaum in centralen Teilen ihrer Gebiete. Dies Verhalten der Formen muss meines Erachtens als ein Beweis dafür angesehen werden, dass die Verhältnisse für sie nach ihrer Einwanderung nach Deutschland einmal sehr ungünstig waren, und dass sie gegenwärtig wieder in günstigere Verhältnisse gelangt sind, welche ihnen eine energische Ausbreitung und üppige Entwicklung an ihren Wohnstätten gestatten, aber doch für zahlreiche unter ihnen nicht so günstig sind, dass sie die speziellen Eigenschaften der einzelnen Individuengruppen, durch welche diese an einer energischen Ausbreitung nach Oertlichkeiten in der Umgebung ihrer Wohnstätten gehindert werden, zum Schwinden bringen. Gerade diese die Ausbreitung erschwerenden oder verhindernden Eigenschaften der einzelnen Individuengruppen zahlreicher Formen bilden einen Beweis für die Annahme, dass die Formen nach ihrer Einwanderung nach Deutschland und ihrer Ausbreitung in diesem Lande hier mindestens einmal unter für sie ungünstigeren klimatischen Verhältnissen gelebt haben als die Gegenwart sie bietet; denn nur in einem Zeitabschnitte, in welchem allein eine möglichst enge Anpassung an die Natur der Wohnstätte die Möglichkeit eines Erhaltenbleibens bot, können sich diese Individuengruppen ihre ihnen selbst unter dem gegenwärtigen, für sie, nach ihrer üppigen Entwicklung an ihren Wohnstätten zu urteilen, recht günstigen Klima eine Existenz nur unter ganz bestimmten, zum Teil sehr spezialisierten Verhältnissen gestattenden Eigenschaften erworben haben. Wie ungünstig die Verhältnisse für die Formen während der ersten kühlen Periode waren, lässt sich, wie bereits gesagt wurde, mit Bestimmtheit nicht angeben, nur soviel scheint mir sicher zu sein, dass die empfindlicheren Formen bis zu den südöstlichen und südwestlichen Grenzen Mitteleuropas an den meisten Stellen, an welchen sie erhalten blieben, dem Aussterben so nahe waren, dass schon ein ganz zufälliges unbedeutendes Ereignis ihren Untergang hätte herbeiführen können; nur bei dieser Annahme lässt sich das ungleichmässige Aussterben der meisten Formen verstehen. Die Ursache des Aussterbens ist teils direkt in der Ungunst des Klimas, welche auch die Anforderungen zahlreicher Formen an ihren Vegetationsboden verändert, vorzüglich deren Bedürfnisse nach manchen Stoffen vermehrt, teils darin zu suchen,

dass andere Formen durch das veränderte Klima weniger ungünstig oder sogar günstig beeinflusst werden, sich üppiger als die durch das Klima geschwächten Formen entwickeln und diese hierdurch verdrängen,[303]) dass Tiere oder parasitische Gewächse, welche die geschwächten Formen schädigen, häufiger werden oder neu einwandern, und dass andere Tiere, in erster Linie Insekten, welche für das Zustandekommen der Bestäubung und damit der Befruchtung der Formen wertvoll oder sogar unentbehrlich sind, der Ungunst des Klimas erliegen.[304])

Dass auf diese kühle Periode eine Periode mit dem oben geschilderten klimatischen Charakter folgte, lassen, wie ich dargelegt habe, die Verbreitungsverhältnisse zahlreicher Formen der zweiten und dritten Gruppe in Deutschland ebenfalls sehr deutlich erkennen. Zahlreiche Formen dieser beiden Gruppen, deren Gebiete sehr grosse Lücken besitzen, kommen in einzelnen Strichen ihrer Gebiete in recht weiter Verbreitung vor; diese lokalen Gebiete können die Formen nicht in der Periode besessen haben, in welcher ihre grossen Gebietslücken entstanden sind, sie können sie sich vielmehr erst nach dieser Periode durch Neuausbreitung erworben haben. Diese Neuausbreitung konnte aber ebenso wie die erste Einwanderung nach Deutschland und Ausbreitung in diesem Lande nicht bei dem Klima der Jetztzeit, sondern nur bei einem Klima, welches die zahlreichen gegenwärtig vorhandenen Ausbreitungshindernisse beseitigte, stattfinden. Vorzüglich bei denjenigen Formen, deren Individuengruppen oder Individuengruppenreihen sich während der kühlen Periode auffällige Eigenschaften erworben hatten, lässt sich dies aufs deutlichste erkennen. Bei der Herrschaft eines demjenigen der Jetztzeit gleichenden Klimas würden sich, wie der Augenschein lehrt, diese Formen von ihren Wohnstätten nach anders beschaffenen Oertlichkeiten in der Nähe, deren Verhältnisse als für sie durchaus geeignete angesehen werden müssen, selbst in langen Zeiträumen nicht oder nur sehr unbedeutend haben ausbreiten können, während sie sich zum Teil, ich erinnere nur an das Verhalten von *Gypsophila fastigiata L.* im Saalegebiete,[305]) strichweise recht weit ausgebreitet haben. Dies konnte nur in einem Zeitabschnitte stattfinden, dessen Klima sich demjenigen bedeutend näherte, unter dessen Herrschaft die Formen nach Mitteleuropa eingewandert

waren, zu welcher Zeit ihre Individuengruppen die heutigen ihre Ausbreitung beschränkenden Eigenschaften nicht besassen.

Dass auf die zweite heisse Periode eine zweite kühle Periode folgte, lässt sich an den Lücken der in der zweiten heissen Periode entstandenen Lokalgebiete vieler Formen erkennen, welche wesentlich grösser und unregelmässiger gestaltet sind als sie sein würden, wenn das Klima am Schlusse der zweiten heissen Periode den Charakter desjenigen der Jetztzeit angenommen hätte. Viele dieser Lokalgebiete würden dann überhaupt keine Lücken besitzen, welche auf ein späteres Aussterben zurückgeführt werden könnten.

Schwieriger als für Deutschland lässt sich für Skandinavien, und zwar sowohl für seinen südlichen, von mir zu Mitteleuropa gerechneten Teil, wie für seinen nördlichen Teil, das Vorhandensein der drei zwischen die erste heisse Periode und die Jetztzeit eingeschalteten Perioden nachweisen. Der Nachweis der ersten kühlen Periode stösst deshalb auf Schwierigkeiten, weil die Mehrzahl der in Hinsicht auf Klima und Boden am meisten begünstigten Oertlichkeiten Skandinaviens in dessen südlichen und östlichen Küstengegenden und auf den diesen vorgelagerten Inseln, also in Strichen liegt, in denen die Landbrücken endigten, welche Skandinavien in der Periode der Einwanderung der Formen der zweiten und dritten Gruppe mit den ihm in Westen, Süden und Osten vorgelagerten Ländern verbanden, wo sich die Einwanderer also zuerst auf skandinavischem Boden ansiedelten. Man kann deshalb versucht sein, die Beschränkung einer Form auf einen oder einige dieser Striche auf unvollendete Ausbreitung derselben während der ersten heissen Periode zurückzuführen; dass in Deutschland während dieser Periode zahlreiche Formen ihre Ausbreitung sicher oder wahrscheinlich nicht vollendet haben, das habe ich an anderer Stelle ausführlich dargelegt.[306]) Es sind jedoch auch aus Skandinavien manche Thatsachen bekannt, welche ziemlich bestimmt darauf hinweisen, dass das Klima nach der Periode der Einwanderung der Formen der zweiten und dritten Gruppe nach Skandinavien eine Zeit lang viel ungünstiger für diese als in der Gegenwart war, so dass sie auch von Oertlichkeiten verschwanden, welche gegenwärtig ihren Ansprüchen durchaus genügen. Ich will auf einige dieser Thatsachen im Folgenden näher eingehen.

Helianthemum procumbens wächst, wie bereits angegeben wurde, in Skandinavien ausschliesslich auf der Insel Gotland. Wie oben dargelegt wurde, kann es als sicher angesehen werden, dass diese Art nach Skandinavien aus dem Westen, von den britischen Inseln, eingewandert ist. Sie muss somit ehemals auf der skandinavischen Halbinsel gelebt haben. Von dieser führten in der ersten heissen Periode, wie wir gesehen haben, wahrscheinlich zwei Wege, der eine über die nordgotländische, der andere über die südgotländische Landbrücke, nach Gotland, doch lässt sich mit Bestimmtheit wohl nur das ehemalige Bestehen der südgotländischen Brücke behaupten. Wenn die Art über diese nach Gotland gewandert ist, so ist sie zweifellos auch nach Oeland gelangt, dessen Südspitze von der südgotländischen Brücke berührt wird. Nun ist es aber, falls die nordgotländische Brücke wirklich bestand, sehr wahrscheinlich, dass die Art über diese nach Gotland gewandert ist; ja man könnte sogar annehmen, dass sie nur über diese gewandert ist, denn der vom südlichen Norwegen, aus welchem sie doch wohl nach Schweden gelangt ist, durch dieses nach dem festländischen Endpunkte der nordgotländischen Brücke führende Weg ist nicht weiter, aber für diese Art viel günstiger als der von Südnorwegen nach dem Endpunkte der südgotländischen Brücke führende. Beide Brücken waren ungefähr gleichlang, die südgotländische war allerdings auf alle Fälle breiter und konnte deshalb leichter und schneller als die nordgotländische von einem schrittweise und in kleinen Sprüngen wandernden Gewächse überschritten werden. Es ist somit nicht undenkbar, dass die Art gar nicht nach Oeland gelangt ist. Und doch scheint mir diese Annahme sehr unwahrscheinlich zu sein, und zwar auf Grund eines Vergleiches der Art mit ihrem Gattungsgenossen *Helianthemum oelandicum*, welcher in Skandinavien, wie bereits angegeben wurde, nur auf Oeland vorkommt. Beide Formen besassen bei ihrer Einwanderung nach Skandinavien wohl eine ungefähr gleiche Anpassung an das Klima; beide stellten wohl auch ungefähr die gleichen Anforderungen an den Wohnplatz, und zwar sowohl hinsichtlich seiner physikalischen und chemischen Verhältnisse wie seiner Pflanzendecke. *H. procumbens* vermag aber zweifellos schneller zu wandern als *H. oelandicum*, da bei ihm die reifen Samen eine Zeit lang in den bei der Reife abfallenden Kapseln

eingeschlossen bleiben, diese, und damit die Samen, aber auf wenig bewachsenem Boden vom Winde viel weiter fortgeführt werden können als die einzelnen aus der Kapsel gefallenen recht schweren Samen von *H. oelandicum.* Es ist somit ziemlich sicher, dass sich beide Formen während der ersten heissen Periode ungefähr gleichweit ausgebreitet haben, dass sie beide auf den genannten schwedischen Ostseeinseln gelebt haben,[307]) und dass erst nach Ausgang der heissen Periode *H. oelandicum* von Gotland, *H. procumbens* von Oeland verschwunden ist. In dem Zeitabschnitte, in welchem dies stattfand, muss aber *H. oelandicum* auf Oeland, *H. procumbens* auf Gotland dem Aussterben nahe gewesen sein, und die eine Art kann auf jeder Insel nur durch Zufall vor diesem, welchem die andere Art anheimfiel, bewahrt geblieben sein. Dies fast vollständige Aussterben der beiden Arten in Skandinavien kann nicht dadurch verursacht sein, dass das Klima nach dem Höhepunkte der ersten heissen Periode schneller oder langsamer den Charakter desjenigen der Jetztzeit annahm. Würde eine solche Veränderung des Klimas, und zwar erst vor kurzer Zeit, stattgefunden haben, so würden wir sie nur an einer einzigen, räumlich sehr beschränkten Stelle oder an wenigen solchen Stellen in geringer Individuenanzahl und ungünstiger Entwicklung antreffen, sodass eine zufällige, rein lokale Verschlechterung der Verhältnisse sie hätte vernichten können und noch jetzt vernichten könnte; würde der Zeitpunkt dieser Klimaveränderung dagegen weit zurückliegen, so würden sich die Formen, falls es ihnen überhaupt geglückt wäre, sich bis zur Gegenwart zu erhalten, dem Klima vielleicht so weit angepasst haben, dass sie selbst eine mässige Verschlechterung der Verhältnisse ohne auszusterben ertragen könnten, eine üppige Entwicklung und weite Verbreitung wie sie jetzt, vorzüglich *H. oelandicum,* eins der Charaktergewächse der Insel Oeland, besitzen, würden wir bei ihnen aber nicht finden. Diese würden auch nicht vorhanden sein, wenn das Klima noch einmal einen ähnlichen Charakter wie in der ersten heissen Periode angenommen hätte und darauf wieder zum Zustande desjenigen der Jetztzeit zurückgekehrt wäre. Es würde dann während dieser zweiten heissen Periode eine Ausbreitung stattgefunden haben, welcher am Schlusse der Periode wiederum ein fast vollständiges Aussterben gefolgt wäre. Das fast vollständige Aussterben der beiden

Formen kann somit nur in einem Zeitabschnitte erfolgt sein, dessen Klima für diese wesentlich ungünstiger als dasjenige der Jetztzeit war, wesentlich kühlere und feuchtere Sommer als dies besass.

Während die soeben besprochenen *Helianthemum*-Formen zu derjenigen Formengruppe gehören, von welcher sich mit Bestimmtheit behaupten lässt, dass sie nach Skandinavien während der ersten heissen Periode von Westen eingewandert ist, gehört *Oxytropis pilosa*, wie wir gesehen, zu derjenigen Gruppe, von deren Mitgliedern mit grosser Bestimmtheit behauptet werden kann, dass sie damals über die Mittelbankbrücke oder über die Ålandsbrücken — aber wohl nicht über die Quarkenbrücke — nach Skandinavien gewandert sind. *Oxytropis* wächst in Skandinavien jetzt ausser auf Gotland (einschl. Fårö und Sandön) nur in Oestergötland (bis zum Wettersee) und im östlichen Småland. Ihr Vorkommen auf Sandön und Fårö könnte zu der Annahme verleiten, dass sie nach Gotland nur von der skandinavischen Halbinsel oder direkt von der Süd-Ålandsbrücke über die nordgotländische Brücke gewandert sei. Man könnte weiter annehmen, dass sie nicht über Gotland hinausgelangt sei, und dass sie auf der Halbinsel von den Endpunkten der Ålandsbrücken aus nur bis zum Wettersee und bis zum östlichen Småland, aber nicht mehr bis nach Oeland habe vordringen können, dass sie dort also gar nicht gelebt habe. Diese Ansicht verdient meines Erachtens aber keinen Beifall. Es ist zwar nicht unmöglich, dass *Oxytropis* nach der skandinavischen Halbinsel nur über die Ålandsbrücken oder eine von ihnen und vom skandinavischen Ende dieser Brücken über die nordgotländische Brücke nach Gotland gewandert ist — ihr heutiges Vorkommen auf Fårö und Gotska Sandön stammt aber wohl nicht mehr aus dieser, sondern erst aus späterer Zeit, aus der zweiten heissen Periode —, es ist jedoch viel wahrscheinlicher, dass sie auch oder sogar nur über die Mittelbankbrücke nach der Halbinsel vorgedrungen ist, und dass wenigstens ihr Vorkommen im östlichen Småland auf diese Einwanderung zurückgeführt werden muss. Wenn sie aber über die Mittelbankbrücke nach der skandinavischen Halbinsel gewandert ist, so ist sie auch nach Oeland — und über die südgotländische Brücke nach Gotland — gelangt und erst in späterer Zeit von dieser Insel wieder verschwunden. Wenn ihr Verschwinden von Oeland durch die Rückkehr des Klimas

der heissen Periode zu demjenigen der Jetztzeit herbeigeführt worden wäre, so würde sie in der Folgezeit wohl auch aus den für sie in jeder Beziehung ungünstigeren Landschaften Småland und Oestergötland verschwunden sein. Es kann somit ihr Aussterben auf Oeland nur in einem Zeitabschnitte erfolgt sein, dessen Klima für sie viel ungünstiger als dasjenige der Jetztzeit war, während welches sie auch auf der Halbinsel dem Aussterben nahe war; nur rein zufälligen Umständen kann sie es verdanken, dass sie hier erhalten blieb, während sie auf Oeland zu Grunde ging. Ihre heutige Verbreitung in ihren beiden festländischen Gebieten kann sie sich erst nach Ausgang dieser ungünstigen Periode erworben haben.

Viel schwerer als bei den soeben behandelten Formen lassen sich bei *Brunella grandiflora [L.]* die Einwanderungsrichtung und das Verhalten nach der Einwanderung beurteilen. Wie *Oxytropis* wächst auch sie nicht nur auf den Ostseeinseln, und zwar auf Fårö, Gotland und Oeland, sondern auch auf der Halbinsel, und zwar an mehreren Stellen in Westergötland. Nach den Inseln ist sie wahrscheinlich über die Mittelbankbrücke gewandert; eine Einwanderung über die Süd-Ålandsbrücke und die nordgotländische Brücke ist, nach ihrer heutigen Verbreitung in Russland zu urteilen,[308]) wenig wahrscheinlich. Nach der Halbinsel ist sie vielleicht aber auch auf anderen Wegen gelangt. Sie wächst in Jütland bei Aalborg, fehlt aber in Schleswig-Holstein, und erscheint in den Küstenländern der Ostsee erst in Mecklenburg: bei Kröpelin, Malchin und Neu-Strelitz; sie fehlt dann wieder in Neuvorpommern und auf Rügen — desgleichen auf Bornholm und auf den übrigen dänischen Inseln —, tritt aber auf Wollin auf und fehlt dann wieder den Küstengegenden Hinterpommerns.[309]) Es ist somit nicht ausgeschlossen, dass sie auch über die dänische Landbrücke nach Skandinavien gelangt ist. Es würde in diesem Falle allerdings sehr merkwürdig sein, dass sie nicht nach Rügen und Bornholm sowie nach den übrigen dänischen Inseln gelangt ist und sich nicht auf ihnen, deren Boden und Vegetation vielerorts so günstig für sie sind, erhalten hat. Man müsste, um ihr Verschwinden aus diesen Gegenden zu verstehen, annehmen, dass das Klima nach ihrer Ausbreitung auf der Landbrücke ungemein ungünstig für sie wurde. Es erscheint mir deshalb wahrscheinlicher, dass sie gar nicht über die dänische Landbrücke gewandert

ist, und dass ihre Wohnstätte bei Aalborg nicht ein Rest eines sich ehemals vom Süden der Landbrücke bis nach Skandinavien erstreckenden Gebietes ist, sondern dass sie nach Aalborg von der skandinavischen Halbinsel gewandert ist. Hierfür spricht auch das Verhalten von *Asperula tinctoria L.*, deren einzige dänische Wohnstätte ebenfalls bei Aalborg gelegen ist.[310]) Sie kann dorthin wohl nicht von Süden gewandert sein, wie sich an ihrem Fehlen nordwestlich von der Linie: Stendal-Rathenow-Friesack-Fehrbellin-Neu-Strelitz[311])-Garz-Pyritz-Gollnow[312]) erkennen lässt, sondern wohl nur aus Skandinavien, nach welchem sie aus Osten, vorzüglich wohl über die Mittelbankbrücke, vielleich auch über die Ålandsbrücken, gelangt war, und in welchem sie ausser auf Gotland und Oeland auf der Halbinsel im Osten von Schonen bis Upland und Nerike, in Westergötland, und zwar hier an denselben Oertlichkeiten wie *Brunella*, sowie bei Christiania und Lyngör in Südnorwegen vorkommt. Von den britischen Inseln kann *Asperula tinctoria* wohl weder nach Norwegen und Westergötland noch nach Aalborg gewandert sein, da sie nicht nur diesen Inseln vollständig fehlt, sondern auch in Frankreich nur in sehr wenigen Gegenden und in diesen wie es scheint in sehr unbedeutender Verbreitung wächst.[313]) Dagegen lässt sich eine solche Einwanderung nach Westergötland und Jütland sehr wohl bei *Brunella grandiflora* annehmen, welche zwar auch den britischen Inseln gegenwärtig fehlt, aber in Frankreich recht verbreitet ist und südlich vom Kanal bereits in den Dép. Seine-Inférieure, Eure und Calvados wächst. Wenn *Brunella* von den britischen Inseln nach Skandinavien eingewandert ist, so ist es sehr merkwürdig, dass sie sich nicht im südlichen Norwegen erhalten hat, in welchem sie in diesem Falle ohne Zweifel gelebt hat, und wo sich die gegen sommerliche Feuchtigkeit und Kühle offenbar empfindlichere *Asperula tinctoria* erhalten hat. Wenn sie dagegen von Osten gekommen ist, so ist es merkwürdig, dass sie sich nirgends im östlichen Teile der Halbinsel, in welchem doch zahlreiche günstige Oertlichkeiten vorhanden sind, erhalten hat. Von wo sie aber auch nach Skandinavien eingewandert ist, alles deutet auf ein sehr ungleichmässiges Aussterben und damit auf eine für sie sehr ungünstige klimatische Periode nach der Zeit ihrer Einwanderung und Ausbreitung hin.

In Westergötland, und zwar zum Teil in der Nähe der Wohnstätten

von *Brunella grandiflora,* wächst bezw. wuchs auch *Stipa pennata L.* Die eigenartige Verbreitung dieses Grases in Skandinavien würde als ein sehr wichtiger Beweis für ein sehr ungleichmässiges Aussterben desselben und damit für das Vorhandensein einer für die Formen der zweiten und dritten Gruppe sehr ungünstigen Periode angesehen werden müssen, wenn es zweifellos feststände, dass sein Vorkommen in Westergötland ein spontanes ist.[314]) Es kann zwar, wie bereits dargelegt wurde, sprungweise wandern, seine Früchte sind aber so schwer, dass sie wahrscheinlich nur von Säugetieren über weite Strecken, von Vögeln aber nur über kurze Strecken verschleppt werden können, so dass also sein Vorkommen in Skandinavien mit ziemlicher Bestimmtheit auf das ehemalige Bestehen mindestens einer fast ununterbrochenen Landverbindung zwischen den Ostseeküsten schliessen lässt.[315]) Diese Landverbindung kann, nach der gegenwärtigen Verbreitung von *Stipa pennata* zu urteilen, nur die Mittelbankbrücke gewesen sein. Wenn das Gras aber über diese Brücke schrittweise oder in kleineren Sprüngen nach Skandinavien gewandert ist — eine Einwanderung in grösseren Sprüngen scheint mir auch bei dem Vorhandensein einer Landbrücke sehr wenig wahrscheinlich zu sein, wenn in Mitteleuropa zu solchen Wanderungen Gelegenheit gewesen wäre, so würde es sich in der zweiten heissen Periode, in welcher doch die vorher in der ersten kühlen Periode und in der Gegenwart etwa vorhandenen speziellen Anpassungen der einzelnen Individuengruppen verschwanden, in Deutschland viel weiter ausgebreitet haben, und sein Gebiet würde nicht im wesentlichen mit den Gebieten von Formen, welche nur schrittweise wandern konnten, übereinstimmen —, so ist es auch nach Gotland, mindestens aber nach Oeland, Blekinge und Schonen gelangt, wo Klima, Boden und Pflanzendecke während der heissen Periode für dasselbe durchaus geeignet waren. Diese Gegenden, vorzüglich Gotland und Oeland, müssen *Stipa pennata* aber während eines durch kühles, feuchtes Sommerklima ausgezeichneten Zeitabschnittes bedeutend günstigere Existenzbedingungen geboten haben als Westergötland; und wenn sie trotzdem aus ihnen verschwunden ist, so weist dies meines Erachtens mit Bestimmtheit darauf hin, dass auf die erste heisse Periode eine Periode folgte, deren Klima für die Formen der zweiten und dritten Gruppe sehr ungünstig war, so ungünstig, dass

die empfindlicheren von ihnen, soweit sie erhalten blieben, überall dem Aussterben nahe waren. Wahrscheinlich muss die Erhaltung der *Stipa pennata* in Westergötland[316]) auf das Vorhandensein von eigenartigen Bodenverhältnissen, denen sie sich aber während der kühlen Periode vollkommen anzupassen im stande war, zurückgeführt werden. Ich möchte dies aus der merkwürdigen Verbreitung von *Stipa pennata* im oberen Odergebiete[317]) schliessen, welche auch dem Klima recht wenig entspricht und nur als eine Folge der eigenartigen Anpassungsfähigkeit des Grases an den Boden angesehen werden kann.

Zwei andere Arten, *Pulsatilla vulgaris Mill.* und *P. pratensis (L.)*, besitzen an ihren Früchten eine sehr ähnliche Einrichtung wie *Stipa pennata.* Beide sind trotzdem wahrscheinlich nur schrittweise oder in kleinen Sprüngen nach Skandinavien gewandert und haben sich hier wahrscheinlich auch nur in dieser Weise ausgebreitet. Es ist somit sehr wahrscheinlich, dass beide in den Gebieten wenigstens ihrer grösseren skandinavischen Lücken ehemals gelebt haben. *Pulsatilla vulgaris* wächst in Skandinavien auf Gotland, Oeland sowie auf der Halbinsel von[318]) Schonen bis Upland,[319]) Westmanland und Wermland. *P. pratensis* wächst ebenfalls auf Gotland und Oeland, im östlichen Teile der Halbinsel von Schonen bis Södermanland, in Westergötland und im südlichen Teile von Christianiastift. *P. pratensis* kann über alle Landbrücken von der dänischen bis zur Nord-Ålandsbrücke, aber wohl nicht über die Quarkenbrücke, und sicher nicht von Westen über das trockene Nordseebecken eingewandert sein. Auf den Resten der dänischen Brücke besitzt sie noch eine recht bedeutende Verbreitung; sie wächst hier in Holstein — aber wohl nicht in Schleswig[320]) —, in Jütland, auf Fünen und Seeland — aber wohl nicht auf den übrigen dänischen Inseln, einschliesslich Bornholms —. In Russland geht sie nach Norden nicht über das südöstliche Finnland hinaus. Auf den britischen Inseln und in Frankreich kommt sie nicht vor. Dagegen kann *Pulsatilla vulgaris* aus Westen, wo sie in England wächst, vielleicht sogar aus Südwesten, aus den deutschen Küstengegenden,[321]) über das trockene Nordseebecken nach Skandinavien vorgedrungen sein. Ausserdem kann sie hierher wohl nur noch über die dänische Brücke, aber über keine der weiter östlich gelegenen Landbrücken, selbst nicht über die Mittelbankbrücke, gewandert sein. Sie wächst

auf den Resten der dänischen Brücke in Schleswig-Holstein und Jütland, auf Fünen, Samsö, Seeland und Bornholm. In den Küstengegenden südlich von der Ostsee scheint sie in Hinterpommern nicht mehr vorzukommen, ihre Ostgrenze verläuft in ihnen von Havelberg und Templin über Stralsund nach Rügen;[322] ausserdem fehlt sie in West- und Ostpreussen, in den russischen Ostseeprovinzen[323] und weiter im Norden in Russland.[324] Nach der Verbreitung der beiden Formen im Osten, Süden und Westen von der Ostsee sollte man vermuten, dass *Pulsatilla vulgaris* im östlichen Skandinavien nur eine unbedeutende Verbreitung besässe, dass sie dagegen viel weiter nach Westen als *P. pratensis* ginge; sie ist aber im Osten viel weiter verbreitet als die an Kontinentalklima viel besser angepasste *P. pratensis*, welche umgekehrt viel weiter nach Westen als sie, bis zum südlichen Norwegen, geht, allerdings im westlichen Schweden eine unbedeutendere Verbreitung als *P. vulgaris*[325] besitzt. Von den skandinavischen Endpunkten der dänischen Landbrücke, über welche *Pulsatilla vulgaris* wahrscheinlich vorzüglich nach Skandinavien gewandert ist, konnte diese nach dem südlichen Norwegen ebenso bequem und schnell oder sogar schneller gelangen als nach Wermland, Upland und Gotland. Sie ist auch zweifellos dorthin gelangt, ebenso gut und ebenso schnell oder schneller als die ebenfalls über die dänische Landbrücke vorgedrungene *Pulsatilla pratensis*; sie ist aber später wieder aus Norwegen verschwunden. Dies kann nur in einer klimatisch für die Formen der zweiten und der dritten Gruppe sehr ungünstigen Periode geschehen sein, in welcher diese sämtlich hier dem Aussterben nahe waren und es von ganz zufälligen Umständen abhing, ob dies wirklich eintrat. So konnte z. B. eine Form, welche nur an einer einzigen ihrer Wohnstätten einer Gegend der Ungunst des Klimas nicht erlag, sich an dieser aber den Bodenverhältnissen vollkommen anzupassen im stande war und während und nach der Anpassung zufällig vollständig vor dem Mitbewerb kräftiger, dem veränderten Klima gut angepasster Formen bewahrt blieb, sich in dieser Gegend, wenn auch vielleicht nur in ganz unbedeutender Verbreitung, erhalten, während eine andere, gegen kühles, feuchtes Sommerklima viel weniger empfindliche Form, welche an einer grösseren Anzahl ihrer Wohnstätten nicht direkt durch die Aenderung des Klimas getötet wurde und sich auch den Bodenverhältnissen dieser

Oertlichkeiten vollständig anzupassen im stande war, an diesen allen durch kräftigere Konkurrenten vernichtet wurde und deshalb aus der Gegend vollständig verschwand. Dieser Fall liegt wahrscheinlich bei den beiden *Pulsatilla*-Arten vor.

Sehr merkwürdig ist die Verbreitung von *Allium fallax [Don]* in Skandinavien. Es wächst bei Åhus in Schonen und sodann erst wieder im Westen in Bohuslän unweit der Grenze von Dalsland, an einer Anzahl Stellen in Dalsland, im südwestlichen Wermland sowie im südöstlichen Norwegen bei Horten am Christianiafjorde.[326]) Leider lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen, wann und in welcher Richtung diese Art nach Skandinavien eingewandert ist. Es ist meines Erachtens sehr wahrscheinlich, dass sie sich bereits im kühlsten Abschnitte der fünften kalten Periode in Mitteleuropa weit, mindestens bis zum Süntel an der Weser, ausgebreitet hat.[327]) Es ist somit nicht unmöglich, dass sie bereits damals nicht nur bis nach der dänischen Brücke, sondern sogar über diese hinweg nach Skandinavien gelangt ist. Es ist aber auch denkbar, dass die Art während der kalten Periode bis nach der dänischen Landbrücke gewandert ist, sich auf dieser während der ersten heissen Periode an höhere sommerliche Wärme angepasst hat und dann nach dem Höhepunkte dieser Periode von dieser Anpassungsstelle, vielleicht durch Jütland und den sich an dessen Nordende anschliessenden Teil des trockenen Beckens des Kattegats und des Skager Raks, direkt nach Bohuslän, Dalsland und der Gegend des Christianiafjordes gewandert ist. Der Umstand, dass sie auf der cimbrischen Halbinsel vorzüglich im südwestlichen Schleswig,[328]) auf der skandinavischen Halbinsel vorzüglich im westlichen Schweden und im angrenzenden Norwegen wächst, liesse sich für die Annahme einer Einwanderung während der kalten Periode sowie einer Neuanpassung während der ersten heissen Periode anführen. Die Art ist nach Mitteleuropa aber auch in der ersten heissen Periode, wahrscheinlich aus Ungarn, eingewandert; wie weit sie sich damals hier ausgebreitet hat, lässt sich nicht sagen, wahrscheinlich ist sie erst damals nach der dänischen Landbrücke[329]) und über diese nach Skandinavien gewandert.[330]) Ihr Vorkommen in den Weichselgegenden Westpreussens[331]) lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass sie damals auch über die Mittelbankbrücke nach Skandinavien gewandert ist, und dass die in

Schonen wachsenden Individuen Nachkommen von solchen Einwanderern sind. Wenn es ihr aber gelang, auf diesem Wege nach Ostschonen vorzudringen, so ist sie damals zweifellos auf ihm auch nach Oeland und Småland sowie wahrscheinlich auch nach Gotland gelangt. Wenn sie in der heissen Periode von der dänischen Landbrücke bis nach ihren heutigen Wohnplätzen im westlichen Schweden und im südöstlichen Norwegen vorgedrungen ist,[332]) so ist sie damals zweifellos von jener auch nach dem östlichen Skandinavien und von Osten über die Mittelbankbrücke nach der Halbinsel sowie nach Oeland und Gotland, und vom Endpunkte dieser Brücke in Blekinge und Småland mindestens bis Södermanland vorgedrungen. Denn die Einwanderer der ersten heissen Periode sind ohne Zweifel früher am südlichen Ende der Mittelbankbrücke als an demjenigen der dänischen Brücke angelangt, und die erstere, welche bei deren Ankunft an ihrem Südende zweifellos schon vollständig ausgebildet war, bot keine grösseren Schwierigkeiten für die Wanderung als die dänische Brücke.[333]) Es ist somit sehr wahrscheinlich, dass die Art in der heissen Periode im Süden Skandinaviens recht weit verbreitet war und dass sie später dort — wie auf der dänischen Landbrücke, auf welcher sie wohl auch eine weite Verbreitung besass — fast vollständig ausgestorben ist. Dass sie sich in Gegenden erhalten hat, die ihren Bedürfnissen viel weniger als andere, aus denen sie verschwand, vorzüglich als die schwedischen Ostseeinseln, genügen, und dass sie heute gerade in der ungünstigsten Gegend die weiteste Verbreitung besitzt, lässt sofort erkennen, dass ihr Aussterben während einer Periode stattfand, deren Klima für sie sehr ungünstig war, deren Sommer kühler und feuchter als diejenigen der Jetztzeit waren, und dass sie damals auch an den Oertlichkeiten, an denen sie erhalten blieb, dem Erlöschen nahe war und nur durch zufällige Umstände, wahrscheinlich durch vollkommene Anpassung an den Boden, infolge Mangels jedweder kräftigeren Mitbewerber u. s. w., vor demselben bewahrt wurde. Würde das Klima am Ausgange der ersten heissen Periode sofort seinen heutigen Charakter angenommen haben, und würde hierdurch eine fast vollständige Vernichtung des *Allium fallax* in Skandinavien herbeigeführt worden sein, so würde dessen jetzige Verbreitung in Skandinavien und auf der cimbrischen Halbinsel eine ganz andere sein als sie thatsächlich ist. Wir würden

es dann wahrscheinlich nur auf Oeland und Gotland oder auf einer dieser beiden Inseln, oder falls es nach diesen garnicht, sondern nur nach Schonen und nach dem Westen der Halbinsel gelangt wäre, nur in Schonen oder auch noch an einer Oertlichkeit im Westen, und zwar in ganz unbedeutender Verbreitung und kümmerlicher Entwicklung, antreffen, und auch auf der cimbrischen Halbinsel — und in den südbaltischen Küstenländern — würde es nur an wenigen Stellen vorkommen. Hieran würde ein nochmaliger Eintritt einer heissen Periode mit nochmaliger Ausbreitung, an deren Schlusse das Klima wieder den Charakter desjenigen der Jetztzeit annahm, nichts geändert haben; das Gebiet der Form würde sich am Schlusse dieser Periode in gleicher Weise wie am Schlusse der ersten heissen Periode verkleinert haben.

Dass nach dieser kühlen Periode eine bedeutende Ausbreitung zahlreicher Formen der zweiten und dritten Gruppe sowie mancher solcher Formen, welche sich erst nach der fünften kalten Periode an höhere Sommerwärme angepasst haben, nicht nur in Deutschland, sondern auch in Skandinavien stattgefunden hat, lässt sich mit Leichtigkeit erkennen. Die zum Teil recht ausgedehnten lokalen Gebiete, welche die soeben behandelten Formen dieser Gruppen sowie zahlreiche andere, z. B. *Ranunculus illyricus L., Adonis vernalis L., Anemone silvestris L.* und *Aster Linosyris (L.),*[334]) besitzen, in denen sie meist in sehr üppiger Entwicklung auftreten, müssen sämtlich nach jener Periode entstanden sein;[335]) denn während des kühlsten Abschnittes der kühlen Periode müssen die meisten dieser Formen, wie soeben dargelegt wurde, in ganz Skandinavien dem Erlöschen nahe gewesen sein und können sich somit in ihren heutigen Lokalgebieten nur an je einer oder höchstens einigen wenigen Stellen in unbedeutender Individuenanzahl und in keineswegs üppiger Entwicklung erhalten haben. Da nun aber alle diese Formen, wie der Augenschein lehrt, dem heute an ihren Wohnstätten herrschenden Klima vollständig angepasst sind, so könnte man annehmen, dass die Ausbreitung in einem der Gegenwart klimatisch gleichenden Zeitabschnitte vor sich gegangen sei. Wie ich soeben gesagt habe, kann die Neuausbreitung dieser und ähnlicher Formen in Deutschland nicht in einem solchen Zeitabschnitte, sondern nur unter der Herrschaft eines Klimas stattgefunden haben, welches die mannigfaltigen Hindernisse, die in der Gegenwart eine weitere Aus-

breitung dieser Formen unmöglich machen, beseitigte. Es unterliegt meines Erachtens keinem Zweifel, dass sich dasselbe auch für Skandinavien nachweisen lassen wird, doch bedarf es zu diesem Nachweise einer eingehenden Kenntnis der einzelnen Wohnstätten der Lokalgebiete sowie der zwischen diesen befindlichen Lücken, welche ich nicht besitze. Die Wanderungen, welche in dieser zweiten heissen Periode stattgefunden haben, stehen in Skandinavien ebenso wie in Deutschland an Umfang bedeutend hinter denjenigen der ersten heissen Periode zurück, ihr ungefährer Umfang lässt sich am besten nach der Grösse der einzelnen Lokalgebiete beurteilen. Die Ursache der geringen Ausbreitung der unbeschattete oder schwach beschattete Orte bewohnenden Formen dieser Gruppen — diese machen die Mehrzahl dieser Formen aus — bildeten die, wie bereits gesagt wurde, selbst während des Hochstandes der Periode im Verhältnis zu derjenigen der ersten heissen Periode sehr unbedeutende Verkleinerung des Waldes, die ebenfalls verhältnismässig sehr unbedeutende Austrocknung des nassen Bodens, vorzüglich der nassen Fluss- und Seeniederungen, sowie die nur unbedeutende Verkleinerung der Ostsee, durch welche höchstens eine Verbindung Oelands mit der gegenüberliegenden schwedischen Küste sowie eine Verbindung Gotlands mit Fårö und Gotska Sandön[336]) herbeigeführt wurde, während Gotland und seine Nachbarinseln vom Festlande durch weite Wasserflächen getrennt blieben, und wahrscheinlich nicht einmal die dänische Landbrücke wieder zur vollständigen Ausbildung gelangte. Die weitesten Wanderungen haben damals im südlichen Schweden, und zwar sowohl auf dem Festlande als auch, und zwar vorzüglich, auf den Inseln, stattgefunden, dessen Klima günstiger als dasjenige irgend eines anderen Teiles des skandinavischen Gebietes war, und auf dessen trockenem Kalk- und Sandboden der Wald zweifellos eine weitgehende Verkleinerung erfuhr. Doch ist wohl auch in diesen Gegenden keine nur schrittweise oder in ganz kleinen Sprüngen wandernde Form in einer Richtung weiter als ungefähr 100 km vorgedrungen. So bedeutende schrittweise Wanderungen, wie Blytt in die zweite heisse Periode, seine subboreale Periode, verlegt,[337]) haben in dieser nicht stattgefunden. Auch die schrittweise wandernden Waldpflanzen haben sich nicht weit ausgebreitet, da viele Waldstrecken sehr dicht und nass blieben, also den meisten dieser Formen keine geeigneten Wohnstätten boten,

und vorzüglich, weil die Fichte, unter welcher nur wenige Formen zu leben vermögen, sich während dieser Periode sowohl im Norden wie im Süden Skandinaviens weit ausbreitete. Nur schattenfliehende sowohl wie schattenliebende Formen, welche auch sprungweise wandern können, haben in einer Richtung grössere Strecken durchmessen.[338])

Leichter als das ehemalige Vorhandensein der ersten kühlen und der zweiten heissen Periode lässt sich dasjenige der zweiten kühlen Periode aus der Art und Weise der Verbreitung der Gewächse in Skandinavien erkennen. Die zahlreichen Lücken, welche die lokalen, erst nach Ausgang der ersten kühlen Periode zur Ausbildung gelangten Gebiete vieler Einwanderer der ersten heissen Periode sowie solcher Einwanderer der kalten Periode, welche sich erst in jener Periode an höhere Sommerwärme angepasst haben, besitzen, auf denen diese einst gelebt haben müssen, entsprechen nicht deren Anforderungen an Klima, Boden und Organismenwelt, sondern sind wesentlich grösser als sie nach diesen erwartet werden müssen und vielfach sehr unregelmässig gestaltet. Sie können somit nicht dadurch entstanden sein, dass das Klima von dem Zustande, in dem es sich während des Höhepunktes der zweiten heissen Periode, in welcher die Neuausbreitung dieser Formen stattfand, befand, langsamer oder schneller in den Zustand des Klimas der Jetztzeit überging und in ihm bis zur Gegenwart beharrte, sondern nur dadurch, dass das Klima wesentlich ungünstiger für diese Formen wurde, dass die Sommer kühler und feuchter als die der Gegenwart, wenn auch nicht so kühl und feucht wie in der ersten kühlen Periode, wurden. Damals waren in Skandinavien ohne Zweifel viele Formen an zahlreichen, manche wohl an den meisten Wohnplätzen, an denen sie erhalten blieben, dem Aussterben nahe. Würden die Lücken durch den Uebergang des Klimas der zweiten heissen Periode in dasjenige der Jetztzeit entstanden sein, so würden wir die Formen an ihren Wohnplätzen in der Nähe der Lücken und vorzüglich an solchen Stellen, welche ungünstiger als andere, an denen sie in der zweiten heissen Periode gelebt haben müssen und von denen sie nur durch die klimatische Aenderung an deren Ausgange verschwunden sein können, sind, in unbedeutender Individuenanzahl und kümmerlicher Entwicklung, vielfach dem Erlöschen nahe, antreffen, während sie jetzt an vielen dieser Oertlichkeiten in grosser Individuenanzahl und oft in

ebenso üppiger Entwicklung[339]) wie in centralen Strichen ihrer Gebiete vorkommen. Dass die Formen sich trotz dieser individuenreichen und üppigen Entwicklung noch nicht weiter ausgebreitet haben und ihre Lücken noch nicht in dem Masse, wie sie es nach ihren Anforderungen an das Klima, den Boden und die Organismenwelt können, verkleinert haben, ist ebenfalls, wie bereits mehrfach betont wurde, ein Beweis dafür, dass sie nach ihrer Neuausbreitung nach Ausgang der ersten kühlen Periode eine Zeit lang unter der Herrschaft eines Klimas gelebt haben, welches sehr ungünstig für sie war und sie zwang, sich den Eigenschaften ihrer Wohnstätten so eng wie möglich anzupassen; nur diejenigen Individuengruppen, welchen eine vollkommene Anpassung gelang, hatten Aussicht sich zu erhalten. Die hierbei von den Individuengruppen erworbenen, ehemals für sie vorteilhaften Eigenschaften, welche aber gegenwärtig eine Uebersiedlung nach anders beschaffenen Oertlichkeiten erschweren oder ausschliessen, haften so fest, dass sie wohl erst unter der Herrschaft eines Klimas, welches viel günstiger als das der Jetztzeit ist, wenn sie sämtlich für die Individuengruppen bedeutungslos werden, verschwinden. Dass nur die enge Anpassung der Individuengruppen zahlreicher Formen an die Natur ihrer Wohnstätten die Ursache sein kann, dass sich diese in Skandinavien gegenwärtig wenig oder garnicht ausbreiten, lässt die Untersuchung in vielen Fällen, z. B. bei einer Anzahl der im Vorstehenden behandelten Formen, recht leicht erkennen.

III. Die Formen der vierten Gruppe.

1.

Es bleibt nunmehr noch eine, die vierte, Gruppe zu betrachten übrig. Fast alle Formen dieser Gruppe sind im stande, sprungweise durch Vermittlung von Tieren, vorzüglich Vögeln, zu wandern; und zwar findet die Wanderung meist dadurch statt, dass sich die Keime mittels nasser zäher Bodenmasse oder Fadenalgen oder allein mittels Wassers an den Körper von Vögeln, in erster Linie von Schwimm- und Watvögeln, anheften und dann von diesen über kürzere oder längere Strecken verschleppt werden, seltener dadurch, dass die Keime, meist in Verbindung mit grösseren vegetativen Teilen ihrer Mutterpflanzen, von

diesen Vögeln gefressen werden und später sämtlich oder wenigstens zum Teil im keimfähigen Zustande mit dem Kothe abgesetzt oder wieder ausgestossen werden. Diese Formen können somit ebenso wie die Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe nach Skandinavien während eines Zeitabschnittes gewandert sein, in welchem die Halbinsel und die Inseln ebensoweit wie gegenwärtig oder noch weiter von ihren Nachbarländern im Süden und Westen, wo gegenwärtig fast allein diese Formen ausserhalb Skandinaviens in dessen Nähe vorkommen, durch Wasserflächen getrennt waren. Wenn nun aber auch während der Zeit der Ansiedlung dieser Gewächse in Skandinavien die Verteilung von Land und Wasser im nördlicheren Teile Europas der gegenwärtig dort herrschenden durchaus entsprochen haben kann, so kann meines Erachtens doch das damalige Klima Skandinaviens nicht dem jetzt dort herrschenden geglichen haben. Wenigstens zu der Zeit, als die gegenwärtig im östlichen Schweden wachsenden Formen dieser Gruppe in dieses Gebiet einwanderten, muss dessen Klima einen viel weniger kontinentalen Charakter als in der Gegenwart besessen haben. Ich halte es für ganz unmöglich, dass, als sich z. B. *Echinodorus ranunculoides (L.)* auf Oeland und Gotland ansiedelte, auf diesen Inseln ein so ausgeprägt kontinentales Klima wie jetzt geherrscht haben kann. Denn diese Pflanze entstammt ohne Zweifel dem westlichen oder südlichen Europa[1]) — in letzterem geht sie nach Osten bis Griechenland —, und überschreitet im nördlicheren Teile Europas nach Osten zu vielleicht nicht die Linie: Gotland-Oeland-Bornholm-Usedom und Wollin.[2]) Es ist somit ganz unmöglich, dass sie bei dem gegenwärtigen Klima nach Oeland und Gotland hätte vordringen können; selbst eine Wanderung in mehreren Absätzen, nach Gotland von Oeland, nach Oeland aus Småland, nach diesem aus Schonen, dorthin von Seeland und so weiter rückwärts, wäre ihr nicht gelungen. Denn diese östlichen Gebiete sind soweit von einander entfernt, dass wohl nur einige Male Früchtchen von ihr nach jedem derselben aus den weiter westlich gelegenen Gebieten, und zwar durch Vögel, denen sie mittels Bodenmasse oder Fadenalgen anhafteten, verschleppt, gelangt sein können. Diese können aber nur unter besonders günstigen Verhältnissen im stande gewesen sein, aufzugehen und sich zu normalen Individuen zu entwickeln, welche den Kampf mit den Mitbewerbern

siegreich bestehen konnten. Solche günstigen Verhältnisse bestanden für diese Form nur in den kühleren Abschnitten der heissen Perioden und vorzüglich in den kühlen Perioden, mit Ausnahme der kühlsten Abschnitte derselben, sowie wohl auch während der Ancylussenkung. Wie schwierig die Ausbreitung für *Echinodorus* selbst in Gegenden ist, deren Klima für ihn ohne Zweifel viel günstiger als dasjenige des Ostseegebietes ist, lässt sich aus seiner strichweise recht unbedeutenden Verbreitung im nordwestlichen Deutschland erkennen, wo seine Früchtchen doch zweifellos sehr häufig durch Vögel nach für eine Ansiedlung durchaus geeigneten Oertlichkeiten verschleppt werden. In der Jetztzeit hätte *Echinodorus* wohl nicht einmal bis Falster und Seeland vordringen können. Ebensowenig wie *Echinodorus* hätten *Scirpus fluitans L.*, *Heleocharis multicaulis (Sm.)* und *Helosciadium inundatum (L.)* [3]) in der Jetztzeit oder einer dieser klimatisch gleichen Periode nach dem östlichen Schweden vordringen können. Dagegen war *Echinodorus* wie die übrigen Norwegen bewohnenden Formen dieser Gruppe wahrscheinlich im stande, in der Jetztzeit in dieses Land einzuwandern, dessen Klima in den Küstengegenden des Westens strichweise für diese Formen und somit auch für den in Irland häufigen und auch in Schottland strichweise nicht seltenen *Echinodorus* sicher sehr günstig ist. Trotzdem sehen wir, dass *Echinodorus* in Norwegen eine sehr unbedeutende Verbreitung besitzt, und dass die Flora Norwegens überhaupt recht arm an Formen dieser Gruppe ist, wenig reicher als die des klimatisch dem westlichen Norwegen bedeutend nachstehenden südlichsten und südöstlichen Schwedens, von deren Formen ihr einige fehlen, während sie nur wenige in diesen Teilen Schwedens nicht vorkommende besitzt. Zu letzteren gehören *Erica cinerea L.*, welche in Norwegen von Farsund bis Söndmöre vorkommt, *Sedum anglicum Huds.*, welches in Norwegen von Fredrikstad bis zum Trondhjemfjorde vorkommt, aber auch an der Küste Bohusläns wächst, und *Bunium flexuosum Stockes*, welches von Lindesnaes und Eitland bis Romsdalen und Christianssund vorkommt. Die Ursache dieser Armut muss ohne Zweifel in der weiten Entfernung des westlichen Norwegens von den nächsten Wohngebieten dieser Formen im Westen und Südwesten gesucht werden. Deshalb fehlen ihm auch mehrere Formen, welche in dem klimatisch so viel ungünstigeren mittleren

Deutschland, ja selbst in dessen östlichem Teile, vorkommen, so z. B. *Hypericum helodes L.*, welches in Deutschland noch im Gebiete der schwarzen Elster wächst[4]) und in Grossbritannien bis zur schottischen Grafschaft Argyllshire nach Norden geht, sowie *Genista anglica L.*, welche in Deutschland ebenfalls weit nach Osten vordringt[5]) und in England sowie in dem grösseren Teile Schottlands häufig ist — aber nicht in Irland vorkommt —. In Deutschland konnten diese Formen aus dem Westen des Kontinentes schrittweise und in kleinen Sprüngen einwandern, die Nordsee vermochten sie, vorzüglich *Genista anglica*, deren glänzend schwarzbraune Samen recht gross und schwer sind, und die deshalb wohl nur schrittweise und in kleineren Sprüngen zu wandern vermag, aber nicht zu überspringen. Ueber diese konnten fast nur so leichte Samen wie diejenigen von *Erica cinerea* und *Sedum anglicum* hinweggelangen. Die norwegischen Formen dieser Gruppe mit schweren Keimen sind nach Norwegen wohl meist aus Südwestschweden gewandert,[6]) nach welchem sie aus dem Westen des Kontinentes über die nicht mit Wasser bedeckten Teile der ehemaligen dänischen Landbrücke meist schrittweise und in kleineren Sprüngen gelangt waren.

In welchen oder in welche von den soeben erwähnten milden Zeitabschnitten, die wir bei der Betrachtung der Formen der ersten, zweiten und dritten Gruppe näher kennen gelernt haben, fällt nun die dauernde Ansiedlung der Formen der vierten Gruppe im östlichen Skandinavien? Ich glaube, dass zunächst der Zeitabschnitt, in welchem die Ancylussenkung stattfand, nicht in Frage kommen kann. Es erscheint mir zwar sehr wahrscheinlich, dass damals die klimatischen Verhältnisse so günstig waren, dass sich nicht nur Formen wie *Carex Pseudocyperus* und *Cladium Mariscus*, deren Reste, wie wir gesehen haben, in aus jener Zeit stammenden Moorablagerungen Gotlands gefunden wurden, sondern auch *Echinodorus* und ähnliche im südöstlichen Skandinavien ansiedeln konnten; während des heissesten Abschnittes der ersten heissen Periode sind diese hier jedoch sämtlich wieder zu Grunde gegangen. Während dieses Abschnittes verschwanden aus Skandinavien mit Ausnahme seines Westens auch alle diejenigen Formen dieser Gruppe, welche in dem ersten Abschnitte der ersten heissen Periode eingewandert waren. Es bleibt somit nur die Zeit

nach Ausgang des heissesten Abschnittes der heissen Periode übrig. Wie bereits dargelegt wurde, besass der letzte, mildere Abschnitt der ersten heissen Periode wohl nur recht kurze Dauer; es ist somit wenig wahrscheinlich, dass damals die Ansiedlung dieser Formen im dem Osten stattgefunden hat. Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, dass sie in der ersten kühlen Periode vor sich ging, und zwar hauptsächlich nach deren Höhepunkte, im letzten, längsten Abschnitte. Wie ich dargelegt habe, kühlte sich das Sommerklima nach dem Höhepunkte der ersten heissen Periode wahrscheinlich sehr schnell ab, verharrte in dem ungünstigsten Zustande, welchen es erreichte, einige Zeit und erwärmte sich dann langsam wieder. Es ist wahrscheinlich, dass im ersten Abschnitte der kühlen Periode vor ihrer Klimax wegen der Kürze der Zeit nur wenige Formen eingewandert sind; auch während des kühlsten Abschnittes war die Einwanderung infolge der Klimaungunst wohl keine bedeutende. Dagegen nahm sie aber wohl während des langen letzten Abschnittes der Periode und des ebenfalls recht langen ersten Abschnittes der zweiten heissen Periode, oder wenigstens während seines Beginnes, einen sehr bedeutenden Umfang an. In diesem langen Zeitraume hat sich ohne Zweifel ein grosser Teil der heute in Skandinavien lebenden Formen dieser Gruppe hier angesiedelt.[7]) Wahrscheinlich besassen viele von diesen während des ersten Abschnittes der zweiten heissen Periode im östlichen Schweden recht grosse Gebiete, die aber während des klimatisch für diese Formen sehr ungünstigen heissesten Abschnittes dieser Periode, in welchem wahrscheinlich zahlreiche Formen dieser Anpassungsgruppe aus Schweden wieder vollständig verschwanden, bedeutend verkleinert wurden. In der zweiten kühlen Periode fand dann wieder eine Neuausbreitung statt, welche deutlich an den zahlreichen grösseren und kleineren Lokalgebieten,[8]) die damals entstanden, zu erkennen ist.[9]) Anders als im südlichsten und östlichen Schweden lagen die Verhältnisse wohl an der skandinavischen Westküste, wenigstens an der Westküste Norwegens. Hier war im heissesten Abschnitte der ersten heissen Periode das Klima wahrscheinlich so mild, dass Formen dieser Gruppe hier zu leben vermochten; freilich wurden auch hier deren Gebiete verkleinert und zerstückelt. Wir haben im westlichen Norwegen also nicht nur Einwanderer aus der ersten kühlen Periode und der Folge-

zeit, sondern auch solche aus dem ersten Abschnitte der ersten heissen Periode sowie aus dem Zeitabschnitte der Ancylussenkung. Dass trotz dieser langen Einwanderungszeit in diesen Gegenden so wenige Formen dieser Gruppe vorkommen, lässt erkennen, mit welchen Schwierigkeiten eine Ansiedlung derselben in ihnen verbunden war.

2.

Wie während der Litorinasenkung salzbedürftige Tiere aus der Nordsee in die Ostsee, welche damals wieder zu einem Teile des Weltmeeres wurde, eindrangen und in ihr zum Teil weit nach Nordosten vordrangen, so wanderten damals auch kochsalzbedürftige Gewächse sowohl im Wasser selbst als auch, und zwar hauptsächlich, an der Küste von der Nordsee nach der Ostsee und drangen in oder an dieser sowohl schritt- wie sprungweise mehr oder weniger weit nach Osten und Norden vor. Manche der Arten, welche damals einwanderten, hatten wohl schon in der baltischen Eismeerzeit, also vor dem Abschlusse der Ostsee vom Weltmeere, durch welchen diese zum Ancylussee wurde, an oder in der Ostsee gelebt. Einzelne von diesen haben sich vielleicht während der ganzen Ancyluszeit bis zur Litorinazeit im Ostseebecken erhalten.[10]) Es ist nämlich, wie ich schon sagte, sehr wahrscheinlich, dass einzelne der kleinen Seebecken, in welche der Ancylussee während des heissesten Abschnittes der heissen Periode zerfiel, ohne Abfluss blieben, und dass ihr Wasser allmählich reich an Kochsalz wurde; und an und in diesen Becken vermochten wohl kochsalzbedürftige Gewächse zu leben. Ausserdem waren vielleicht von einigen der Arten, von denen während der Periode der Litorinasenkung salzbedürftige Individuengruppen oder Formen von der Nordsee in das Ostseegebiet einwanderten, schon vor dieser, im heissesten Abschnitte der ersten heissen Periode, — damals — nicht salzbedürftige Individuengruppen oder Formen dorthin von Südosten oder Süden gewandert und hatten sich zum Teil während der ersten kühlen Periode, als die an mildes Klima angepassten kochsalzbedürftigen Formen oder Individuengruppen dieser Arten aus dem Westen einwanderten, am Ostseestrande zu erhalten und den veränderten Verhältnissen anzupassen vermocht, trotzdem das Klima damals für sie sehr ungünstig wurde. Ohne Zweifel veranlasste die zweite heisse Periode wieder bedeutende Veränderungen in der Halophytenflora des

Ostseegebietes. Denn es wurden damals, wie ich bereits gesagt habe, wahrscheinlich nicht nur die Verbindungsstrassen zwischen der Nordsee und der Ostsee, sondern auch die Schwellen in der Ostsee so bedeutend gehoben, dass nur wenig salzhaltiges Tiefenwasser aus der Nordsee in die Ostsee eindringen konnte und dieses sich in letzterer nicht weit nach Nordosten auszubreiten vermochte; der Salzgehalt des Wassers der nördlichen Abschnitte der Ostsee verschwand vielleicht vollständig. Hierdurch sowie gleichzeitig durch das für manche der meist an wenig extremes Klima angepassten Formen ungünstige kontinentale Klima, vorzüglich durch die bedeutende winterliche Kälte, wurden wahrscheinlich manche Formen vernichtet, und das Gebiet anderer sehr verkleinert. Günstigere klimatische Verhältnisse führte für die Halophyten wieder die zweite kühle Periode herbei, in welcher auch infolge einer Senkung der Zugänge von der Nordsee zur Ostsee sowie des Ostseebeckens selbst wieder bedeutende Mengen Salzwassers in dieses eindrangen und sich bis in seine äussersten Teile ausbreiteten. Damals wanderten wahrscheinlich manche Arten von neuem von der Nordsee in das Ostseegebiet ein, während sich andere in diesem wiederum ausbreiteten. Welche Aenderungen in der Verbreitung der Halophyten des Ostseegebietes die von dem Höhepunkte der zweiten kühlen Periode bis zur Gegenwart fortschreitende Hebung dieses Gebietes sowie die gleichzeitige Zunahme der Sommerwärme und der Winterkälte herbeigeführt haben, lässt sich nicht erkennen.

IV.

Schon mehrfach wurde darauf hingewiesen, dass der Mensch störend in den natürlichen Gang der Entwicklung der Pflanzendecke Skandinaviens eingegriffen hat. Vielleicht hat er auch die Entwicklung der skandinavischen Flora, welche, wie wir gesehen, im wesentlichen in der fünften kalten Periode, in der ersten heissen Periode und in der ersten kühlen Periode stattfand, beeinflusst; denn manches deutet darauf hin,[11]) dass der Ackerbau und Viehzucht treibende Kulturmensch bereits in der ersten heissen Periode nach Skandinavien gewandert ist. Ganz sicher scheint es aber zu sein, dass er wenigstens seit der zweiten heissen Periode in diesem Lande anwesend ist, dass er also die Neuausbreitung der Einwanderer der ersten heissen und der ersten kühlen

Periode sowie derjenigen Einwanderer der kalten Periode, welche sich in den beiden folgenden Perioden an höhere Wärme angepasst hatten, mehr oder weniger beeinflusst hat. Im Laufe der Zeit hat der Kulturmensch die meisten der seit dem Höhepunkte der fünften kalten Periode spontan in Skandinavien eingewanderten Formen auf dem grössten Teile der von ihnen in diesem Lande während der zweiten kühlen Periode bewohnten Fläche, einige vielleicht hier vollständig, vernichtet. Dafür hat er aber das Gebiet mancher Formen, meist unabsichtlich, vergrössert und viele Formen, welche bis dahin nicht in Skandinavien wuchsen, absichtlich oder unabsichtlich in dieses Land eingeführt.[12])

Anmerkungen.

A.

1. (3)*) Die Gesamtmasse derjenigen Individuen, welche in ihren äusseren morphologischen Eigenschaften nicht oder nicht wesentlich von einander abweichen oder hinsichtlich aller Eigenschaften, in denen sie nicht vollständig oder fast vollständig übereinstimmen, eine kontinuirliche, durch keine weitere Kluft unterbrochene Reihe bilden, nebst denjenigen, welche zwar von den meisten Individuen mehr oder weniger weit abweichen und mit ihnen nicht durch Zwischenglieder verbunden sind, deren Nachkommen aber nach einigen Generationen an ihrer ursprünglichen Wohnstätte oder wenn sie in andere Verhältnisse gelangen, wieder die Eigenschaften jener annehmen, bilden eine morphologische Form oder eine Art. Die Gesamtmasse derjenigen Individuen, welche zu einer Art gehören und welche entweder die gleichen oder fast die gleichen physiologisch-biologischen Eigenschaften besitzen oder hinsichtlich aller Eigenschaften, in denen unter ihnen keine Uebereinstimmung herrscht, eine kontinuirliche, durch keine weitere Kluft unterbrochene Reihe bilden, bildet eine biologische Form. (Im folgenden werde ich die physiologisch-biologische Form einfach als Form bezeichnen.) Eine Art umfasst entweder nur eine Form oder mehrere, z. T. recht viele, sich mehr oder weniger scharf von einander abhebende Formen. Falls diese Formen sich im wesentlichen nur durch ihre Anpassung an das Klima unterscheiden, können sie als klimatische, falls sie sich im wesentlichen nur durch ihre Anpassung an den Boden unterscheiden,

---

*) Die eingeklammerte Zahl verweist auf die Seite der Abhandlung, zu welcher die betreffende Anmerkung gehört.

als Boden-Formen einer Art bezeichnet werden. Die Gesamtmasse der Individuen einer Form zerfällt in einzelne Individuengruppen, deren jede die Individuen einer in ihren Eigenschaften überall gleichartigen Oertlichkeit umfasst und eine biologisch-physiologische Einheit bildet. Diejenigen Individuengruppen einer Form, welche eine den übrigen Individuengruppen nicht zukommende Eigenschaft gemeinsam besitzen, bilden eine Individuengruppenreihe. (Vgl. hierzu S. 18—19).

Die Gesamtmasse der in einem Gebiete gleichzeitig vorkommenden morphologischen und biologischen Formen bildet dessen Flora; die Gesamtmasse der in einem Gebiete gleichzeitig vorkommenden Individuen der Formen bildet dessen Pflanzendecke.

Die Entwicklungsgeschichte der Flora, welche ein Gebiet in der Jetztzeit besitzt oder in einem bestimmten früheren Zeitabschnitte besass, beantwortet folgende Fragen:

1. Welche von den das betreffende Gebiet während des in Frage stehenden Zeitabschnittes bewohnenden Formen sind in diesem, welche ausserhalb dieses entstanden?

2. Haben die in dem Gebiete entstandenen Formen dauernd seit ihrer Entstehung in ihm gelebt oder sind sie mindestens einmal aus ihm verschwunden, und falls dies der Fall ist, in welcher Reihenfolge, in welcher Periode oder in welchen Perioden der Erdgeschichte, woher und unter welchen Umständen — ob ohne Beihülfe des Menschen (spontan), ob mit dieser, und im ersten Falle, durch welche der natürlichen Ausbreitungsagentien — sind sie von neuem in das Gebiet eingewandert, um sich dauernd bis zu dem in Frage stehenden Zeitabschnitte in ihm anzusiedeln?

3. In welcher Reihenfolge, in welcher oder in welchen Perioden, woher, unter welchen Umständen und mit welchen Mitteln fand die Einwanderung der ausserhalb des betreffenden Gebietes entstandenen Formen in dieses statt, welche zu einer dauernden Ansiedlung führte?

Die Entwicklungsgeschichte der Pflanzendecke eines Gebietes behandelt das Schicksal der einzelnen Formen von ihrer Ansiedlung in dem Gebiete bis zu dem in Frage stehenden Zeitabschnitte.

2. (3) Ich will dieses Gebiet im folgenden kurz als Skandinavien bezeichnen. Die meisten skandinavischen Pflanzengeographen rechnen

zu Skandinavien auch Dänemark und Finnland und meist auch an dieses angrenzende Striche Russlands, vgl. SERNANDER, Die Einwanderung der Fichte in Skandinavien, ENGLER's Jahrbücher 15. Bd. (1892) S. 1—94 (7) und dessen Grundlinjer till föreläsningar im Sommerkurs 1895 in Upsala über Den skandinaviska växtvärldens utvecklingshistoria S. 3.

3. (3) Schon vorher hatte E. FRIES in einem Vortrage (Bidrag till skandinaviska vegetationens historia efter rullstensperioden, Botaniska Utflygter, en samling af strödda tillfällighets-skrifter 2. Bd. (1852) S. 41—68), vorzüglich in Anschluss an STEENSTRUP's und VAUPELL's Untersuchungen der dänischen Moore, einige allgemeine Ansichten über die Entwicklung der skandinavischen Flora geäussert, doch war er auf Einzelheiten nicht eingegangen. (Dass er keine selbständigen Mooruntersuchungen angestellt hat, wie vielfach behauptet wurde, darauf haben NATHORST (Ueber den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntniss von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen, Bihang till kgl. Svenska Vet.-Akademiens Handlingar 17. Bd. 3. Abt. No. 5 (1892) S. 7) und ANDERSSON (Växtpaleontologiska undersökningar af svenska torfmossar 1., ebendas. 18. Bd. 3. Abt. No. 2 (1892) S. 3) mit Nachdruck hingewiesen; vgl. auch FRIES a. a. O. S. 48).

4. (3) Lunds Universitets Årsskrift 3. Bd. 1866 (1866—1867).

5. (3) Er fügt (S. 11) hinzu: „En i sina enskiltheter genomförd gruppering af den Skandinaviska Floran efter dess särskilta elementer är åtminstone för närvarande knappast möjlig".

6. (4) Eine grössere Anzahl von diesen (105 Arten) wird ausführlich behandelt. Es sind dies teils (66 Arten) solche, welche in Mittelschweden sowie auf Oeland und Gotland, vorzüglich im Silurgebiete, wachsen, aber in Schonen und in Dänemark fehlen oder in letzterem sporadisch vorkommen, teils (39 Arten) solche, welche in Schonen wachsen, aber in Dänemark fehlen oder nur sporadisch vorkommen.

7. (4) Eine Einwanderung dieser Gewächse nördlich des Bottnischen Meerbusens war nach ARESCHOUG's Ansicht unter den jetzigen klimatischen Verhältnissen nicht möglich. Gegen die Annahme aber, dass das Klima nach der Eiszeit eine Zeit lang milder als in der Gegenwart gewesen ist, und dass sie in dieser Zeit jenen Weg gewandert

sind, lässt sich nach seiner Ansicht geltend machen, dass das Vorkommen einer so grossen Anzahl dieser Gewächse auf den Ostseeinseln doch zu beweisen scheint, dass sie über diese Inseln eingewandert sind und dann, dass es ohne Beispiel ist, dass Gewächse eines milden Klimas von Norden nach Süden gewandert sind, welche Richtung gar nicht mit der allgemeinen Richtung übereinstimmt, in welcher sich diese Gewächse über Europa ausgebreitet zu haben scheinen.

8. (4) *Potentilla fruticosa* scheint damals sogar von England nach den Pyrenäen gelangt zu sein.

9. (5) Forsøg til en Theori om Indvandringen af Norges Flora under vexlende regnfulde og tørre Tider, Nyt Magazin for Naturvidenskaberne 21. Bd. (1876) S. 279—362, sowie in engl. Uebersetzung unter dem Titel: Essay on the immigration of the norwegian Flora during alternating rainy and dry periods, 1876. Ein Auszug aus dieser Abhandlung in deutscher Sprache erschien unter dem Titel: Die Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate, 1881 im 2. Bd. von Engler's Jahrbüchern (S. 1—50, 177—184); dieser enthält auch (S. 177—184) eine, den beiden ersten Ausgaben fehlende, Zusammenstellung der norwegischen Phanerogamen nach den Perioden ihrer Einwanderung. (Eine dänische Uebersetzung der S. 11—21 dieses Aufsatzes enthält die Abhandlung: Jagttagelser over det sydøstlige Norges Torvmyre, Forh. i Vidensk.-Selskabet i Christiania 1882 No. 6 (1883) S. 3—13).

10. (9) Ueber zwei Kalktuffbildungen in Gudbrandsdalen (Norwegen), mit Bemerkungen über die postglaciale Geologie unserer Gebirgsthäler, Engler's Jahrbücher 16. Bd. (1892) Beibl. No. 36, S. 1 bis 41; Om de fytogeografiske og fytopalaeontologiske grunde forat antage klimatvexlinger under kvartärtiden, Christiania Videnskabs-Selskabs Forhandlinger for 1893 No. 5 (1893 bezw. 1894), teilweise übersetzt unter dem Titel: Zur Geschichte der Nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora, in Engler's Jahrb. 17. Bd. (1893) Beibl. No. 41, S. 1—30.

11. (9) Vgl. vorzüglich: Die Einwanderung der Fichte in Skandinavien, Engler's Jahrb. 15. Bd. (1892) S. 1—94; Om Litorina-tidens klimat och vegetation, Geol. För. Förh. 15. Bd. (1893) S. 345—377; Studier öfver den gotländska vegetationens utvecklingshistoria, Akad.

Afhandling, 1894; Den skandinaviska växtvärldens utvecklingshistoria, Grundlinjer till föreläsningar, Sommarkurserna i Upsala 1895 (1895); Studier öfver vegetationen i mellersta Skandinaviens fjälltrakter 1., Öfversigt af kgl. Vet.-Akad. Förhandlingar 55. Jahrg. (1898—99) S. 325 bis 356; Studier u. s. w. 2., Bihang till kgl. Sv. Vet.-Akad. Handlingar 24. Bd. 3. Abt. No. 11 (1899).

12. (9) Es ist hierzu nicht nötig, dass die Formen sämtlich aufgeführt werden, es genügt, wenn die klimatischen Anpassungsgruppen, welche die Flora umfasst, genügend charakterisiert werden und aus jeder eine Anzahl Beispiele angeführt wird.

13. (11) Vgl. hauptsächlich dessen Svenska växtvärldens historia 2. Aufl. 1896; eine deutsche, stellenweise recht ungenaue Uebersetzung dieser Schrift erschien 1896 im 22. Bd. von ENGLER's Jahrbüchern (S. 433—550). Ausserdem vorzüglich: Studier öfver torfmossar i södra Skåne, Bih. till kgl. Sv. Vet.-Akad. Handlingar 15. Bd. 3. Abt. No. 3 (1889); Om de växtgeografiska och växtpaleontologiska stöden för antagandet af klimatväxlingar under kvartärtiden, Geol. För. Förh. 14. Bd. (1892) S. 509—538; Växtpaleontologiska undersökningar af svenska torfmossar 1. u. 2., Bih. u. s. w. 18. Bd. 3. Abt. No. 2 u. 8 (1892 u. 1893).

14. (12) Betreffs dessen Umfanges vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 233—234 [5—6].

15. (12) Siehe Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit, 1894, und Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke Mitteleuropas nördlich der Alpen, Forschungen z. deutschen Landes- und Volkskunde 11. Bd. 5. Heft, 1899. (Die eingeklammerten Zahlen bei den Citaten aus dieser Abhandlung beziehen sich auf die Sonderpaginierung der Abhandlung, die nicht eingeklammerten auf die Bandpaginierung.)

16. (12) Vgl. Anm. 1.

17. (13) Die erste Gruppe umfasst diejenigen Formen, welche hauptsächlich oder ausschliesslich in Gegenden wachsen, deren Sommer- und Winterklima kühler als dasjenige der niederen Gegenden des mittleren Elbegebietes ist. Zu dieser Gruppe werden am besten auch die aus solchen Formen im Gebiete nach ihrer Einwanderung hervor-

gegangenen neuen Formen gerechnet, obwohl sie sich zum Teil die klimatische Anpassung von Formen einer der anderen Gruppen erworben haben.

Die Formen der zweiten und dritten Untergruppe der ersten Gruppe leben vorzüglich in wärmeren Gegenden als diejenigen der ersten Untergruppe. In der vorliegenden Abhandlung habe ich die Formen der zweiten und der dritten Untergruppe in eine Untergruppe zusammengefasst.

18. (13) In der Entwicklungsgeschichte der phanerogamen Pflanzendecke Mitteleuropas habe ich die Untergruppen als Gruppen und die Gruppen als Hauptgruppen bezeichnet.

19. (13) Zur dritten Gruppe gehören diejenigen Formen, welche hauptsächlich oder ausschliesslich in Gegenden wachsen, deren Winter gemässigter, deren Sommer ebenso warm oder wärmer, aber meist nicht oder nicht bedeutend trockener sind als diejenigen der niederen Gegenden des mittleren Elbegebietes.

20. (13) Zur zweiten Gruppe gehören diejenigen Formen, welche hauptsächlich oder ausschliesslich in Gegenden wachsen, deren Sommer trockener und wenigstens in einigen Monaten ebenso warm oder wärmer, deren Winter trockener und kälter als diejenigen der genannten mitteldeutschen Gegenden sind.

21. (13) Zur vierten Gruppe gehören diejenigen Formen, welche hauptsächlich oder ausschliesslich in Gegenden wachsen, deren Winter gemässigter und feuchter als diejenigen der genannten Gegenden sind, und die zu einem grossen oder zum grössten Teile ein kühleres und feuchteres Sommerklima als jene besitzen.

22. (15) Durch palaeontologisch-stratigraphische Untersuchungen lässt sich nur die Zusammensetzung der Flora eines bestimmten früheren Zeitabschnittes, und zwar nur bruchstückweise, aber nicht die Entwicklungsgeschichte der Flora der Jetztzeit oder eines bestimmten früheren Zeitabschnittes feststellen.

23. (15) D. h. in welchem Abschnitte eines längeren Zeitraumes.

24. (15) Ohne Berücksichtigung der Entwicklung der physikalisch-geographischen Verhältnisse lässt sich wenigstens feststellen, in welchem zeitlichen Verhältnisse ihre Einwanderung zu derjenigen der meisten übrigen Formen dieser Länder steht.

B.

I.

1. (16) Nicht nur die Phanerogamen Mitteleuropas, sondern auch diejenigen ganz Skandinaviens lassen sich in die in der Einleitung beschriebenen vier Gruppen (vgl. S. 151—152) zusammenfassen. Als Form ist stets auch die in ihrer Anpassung an das Klima einer Form einer der vier Gruppen entsprechende Masse der Individuengruppen einer Art mit weiter klimatischer Anpassung, welche aber nicht in einzelne scharf umgrenzte klimatische Formen zerfällt, bezeichnet.

2. (16) S. 240—285 [12—57]; vgl. auch Entwickl. d. ph. Pflzdecke d. Saalebezirkes (1898) S. 24 u. f.

3. (16) Ich bin in meiner Abhandlung nur auf Arten eingegangen, welche in Mitteleuropa ausschliesslich oder fast ausschliesslich südlich der Nord- und Ostseeküste in solchen durch warmes Sommerklima ausgezeichneten Strichen wachsen. Es kommen aber auch in den wärmeren Gegenden des von mir zu Mitteleuropa gerechneten Teiles Skandinaviens manche solche Arten vor. Ich will auf diese, um weitläufige Wiederholungen zu vermeiden, nicht hier, sondern erst im nächsten Abschnitte bei der Besprechung der Formen der zweiten und dritten Gruppe eingehen.

4. (17) Vgl. S. 152.

5. (17) So z. B. *Coronilla vaginalis Lmk.* und *Carduus defloratus L.* im südlichen Teile des Saalebezirkes, die erstere auch bei Meiningen (vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke d. Saalebezirkes S. 53—55 und Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 279—282 [51—54]), sowie *Thesium alpinum L.* in den Elbegegenden (vgl. die zweite Abh. S. 275 bis 279 [47—51]).

6. (17) Die Art und Weise des Auftretens einer Anzahl solcher Arten im Zechsteingypsgebiete am südlichen Harzrande habe ich ausführlich in der Entwickl. d. ph. Pflzdecke d. Saalebezirkes S. 24 u. f. behandelt.

7. (17) Nach diesen Oertlichkeiten können sie natürlich erst nach Anlage der Berg- und Hüttenwerke von benachbarten anstehenden

erzhaltigen Felspartien, welche durch den Bergbau meist zerstört wurden, übergesiedelt sein; vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 270—275 [42—47].

8. (17) Und zwar auf die baumlosen Regionen der Hochgebirge des Südens und Nordens und auf die arktische Zone.

9. (17) Eine schrittweise Wanderung oder Ausbreitung liegt vor, wenn Samen, Früchte oder entwicklungsfähige vegetative, sich von der Mutterpflanze loslösende Teile, welche Gebilde ich sämtlich als Keime bezeichnen will, durch ihr eigenes Gewicht neben der Mutterpflanze niederfallen, hier liegen bleiben und sich zu normalen Pflanzen entwickeln, oder erst noch eine Strecke weit durch ihre eigene Schwere fortrollen, bevor sie zur Entwicklung gelangen, oder wenn sie durch die bewegte Luft oder Tiere ausgeschleudert oder losgerissen und eine kurze Strecke, höchstens einen oder einige Kilometer weit, fortgetragen werden und sich dann entwickeln, oder wenn sie durch Wasser eine solche Strecke weit fortgetragen werden, oder wenn die Art oberirdische oder unterirdische Ausläufer aussendet; eine sprungweise Wanderung liegt vor, wenn die bezeichneten Teile durch bewegte Luft, Wasser oder Tiere mehr als einige Kilometer weite Strecken fortgeführt werden und dann aufgehen.

10. (17) Vorzüglich durch Verschleppung der Keime durch Säugetiere oder Vögel; die beiden anderen Ausbreitungsagentien, bewegte Luft und bewegtes Wasser, kommen wohl weniger in Betracht.

11. (17) Recht zahlreiche befinden sich im Saalebezirke.

12. (18) Auch wenn damals in den niederen Gegenden Mitteleuropas die Wärme auf das heutige Mass derjenigen der höheren Regionen der Alpen oder derjenigen des arktischen Gebietes sank, und ihre Verteilung auf die Jahreszeiten der heute dort herrschenden entsprach, wich der Charakter des Klimas dieser Gegenden immer noch wesentlich von demjenigen des heute in den höheren alpinen Regionen oder im arktischen Norden herrschenden Klimas ab. Dies wird gewöhnlich ausser Acht gelassen und es wird angenommen, dass in den Perioden der Wanderungen der Formen der ersten Gruppe das Klima der niederen Gegenden Mitteleuropas demjenigen der Ausgangsgebiete der Wanderungen dieser Formen entsprochen habe.

13. (18) Ich will nur ein Beispiel anführen. Auf der kleinen Basaltpartie der kleinen Schneegrube des Riesengebirges wachsen mehrere Arten, welche dem übrigen Riesengebirge — und den Sudeten ausser dem Riesengebirge überhaupt — vollständig fehlen: *Arabis alpina L., Saxifraga nivalis L., S. bryoides L., S. moschata Wulf.* sowie *Androsaces obtusifolium All.*, und zwar mit Ausnahme der beiden zuerst genannten in recht bedeutender Individuenanzahl. Obwohl die drei zuletzt genannten Arten reichlich fruchten und ihre Samen zweifellos in bedeutender Anzahl, vorzüglich durch Vermittlung des Windes, weniger durch Vögel, auf die Gesimse und in die Spalten der an den Basalt angrenzenden sowie der entfernteren Granitwände der kleinen Schneegrube und nicht selten wohl auch bis in die benachbarte grosse Schneegrube gelangt sind, haben sie sich ebenso wenig wie die beiden anderen Arten, deren Samen wohl nur selten über die Nachbarschaft der Basaltpartie hinausgelangt sind, ausserhalb des Basaltbodens — *Androsaces* wächst noch reichlich auf dem Basaltdetritus am Fusse der Basaltfelsen — anzusiedeln vermocht. Durch Konkurrenten werden sie an einer Ansiedlung nicht gehindert, denn zahlreiche der mit mehr oder weniger humosem Detritus bedeckten oder ausgefüllten Gesimse und Klüfte sind nur sehr spärlich bewachsen. Dass aber die physikalischen und chemischen Eigenschaften des Granites im Allgemeinen für diese Arten kein Ansiedlungshindernis bilden, zeigt das Vorkommen aller mit Ausnahme der in Europa südlich vom Riesengebirge fehlenden *Saxifraga nivalis L.* auf dieser Bodenart in den Karpaten, und zwar in Gegenden, welche klimatisch durchaus nicht mehr begünstigt sind als die kleine Schneegrube. *Androsaces* wächst in den Centralkarpaten sogar n u r auf Granit, worauf schon SCHNEIDER (in SAGORSKI und SCHNEIDER, Flora der Centralkarpathen, 1. Hälfte (1891) S. 103) sowie PAX (Grundzüge der Pflanzenverbreitung in den Karpathen (1898) S. 162) hingewiesen haben. Im Norden wächst auch *Saxifraga nivalis L.* auf dieser Bodenart.

14. (19) Diese Spezialanpassungen der einzelnen Individuengruppen weichen z. T. so bedeutend von einander ab, dass man die letzteren fast als selbständige Formen ansehen kann.

15. (19) Vgl. Anm. 12 S. 154.

16. (19) Mir sind allerdings keine s i c h e r e n Beispiele speziali-

sierter Anpassung in der Gegenwart aus den höheren Regionen des Alpengebietes oder aus dem arktischen Norden bekannt, doch werden wohl die Erscheinungen, welche Nägeli und andere als Konkurrenzwirkungen angesehen haben (so z. B. bei *Achillea moschata Wulf.* und *A. atrata L.*), auf solche lokalen Anpassungen an den Boden zurückgeführt werden müssen und mit Konkurrenzwirkungen nichts zu thun haben. Aber selbst wenn die Anzahl der Individuengruppen mit spezialisierter Anpassung in den höheren Gebirgsregionen und im Norden heute nur unbedeutend sein sollte, würde hierdurch nicht bewiesen werden, dass dies auch unmittelbar vor Beginn der Einwanderungsperiode der Fall war: wie ich soeben sagte und im folgenden näher darlegen werde, ging der Einwanderungsperiode ein heisser und trockener Zeitabschnitt voraus, in welchem sich die ungünstige Wirkung des Klimas in viel höhere Regionen und viel weiter nach Norden erstreckt haben muss als in den beiden heissen Perioden, welche der Jetztzeit vorausgingen — im folgenden werden sie ausführlich besprochen werden —, auf deren Einwirkungen die heutigen spezialisierten Anpassungen wohl zurückgeführt werden müssen.

17. (20) So z. B. bei den kupfer- oder zinkhaltigen Boden bewohnenden Formen im nordwestlichen Deutschland, vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 270 [42] u. f.

18. (21) Sie, und zwar sowohl die Formen der ersten wie diejenigen der zweiten Untergruppe, wuchsen, wenigstens zum grössten Teile, bereits vor dieser kalten Periode in Mitteleuropa, wurden aus ihm aber durch für sie ungünstige Aenderungen des Klimas, auf welche schon hingewiesen wurde, vertrieben. Auch die Elemente, welche erst nach den Formen der ersten Gruppe nach Mitteleuropa gewandert sind, lebten meist schon vor ihrer dauernden Ansiedlung in diesem Lande.

19. (21) Vgl. Penck, Die Vergletscherung der deutschen Alpen (1882) vorz. S. 307 u. f., sowie Geikie, The Great Ice Age 3. Aufl. (1894) z. B. S. 610.

20. (21) Vgl. Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas (1894) S. 14 u. 164—165.

21. (21) A. a. O. z. B. S. 607 u. f.

22. (22) Vgl. GEIKIE a. a. O. S. 465 u. f. u. 567—569 sowie Karte 11.

23. (22) Vgl. vorzüglich seine Abhandlung: Om Skandinaviens geografiska utveckling efter istiden. Från Stockholms Högskolas populära föreläsningar, 1896.

24. (22) Z. B. A. BLYTT, H. MUNTHE und R. SERNANDER. BLYTT ist der Meinung [Zur Geschichte der Nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora, ENGLER's Jahrbücher 17. Bd. Beibl. No. 41 (1893) S. 1—30 (28), vgl. auch Ueber zwei Kalktuffbildungen in Gudbrandsdalen (Norwegen), ebendas. 16. Bd. Beibl. No. 36 (1892) S. 1—41 (40)], dass es nicht bewiesen sei, dass in der Interglacialzeit das Inlandeis sehr weit zurückgegangen sei und dass es in Skandinavien eine milde Interglacialzeit gegeben habe. Es lassen sich nach seiner Meinung „die zwei sogenannten Eiszeiten als zwei Phasen einer und derselben grossen Glacialperiode auffassen". Die beiden anderen genannten Forscher nehmen zwei glaciale Epochen an, in deren Zwischenzeit: „inlandsisen afsmälter delvis, så att åtminstone det sydbaltiska området blir isfritt" (MUNTHE, De yngsta skedena af jordens utvecklingshistoria, Grundlinjer till föreläsningar, Sommarkurserna i Upsala 1893 (1893) S. 12). Jüngst wurde von N. O. HOLST (Har det funnits mera än en istid i Sverige, Sveriges geologiska undersökning, Ser. C. No. 151, 1895) sogar ausführlich dargelegt, dass sich in Schweden nur die Spuren einer Eiszeit, nicht die mehrerer Eiszeiten nachweisen liessen: „I Sverige har sålunda så vidt man hittills känner, icke funnits mera än en istid. Något som helst bevis för tvenne nedisningar har till den dag, som i dag är, icke blifvit framlagdt" (S. 40). Auch ANDERSSON, Svenska växtvärldens historia i korthet framställd S. 2 [435] nimmt nur eine kalte Periode an.

25. (22) Ueber das Mass der interglacialen Eisausdehnung spricht DE GEER eine ganz bestimmte Ansicht nicht aus, vgl. a. a. O. z. B. S. 52 oben.

26. (22) Vgl. a. a. O. S. 50 u. f.

27. (22) Vgl. Om Skandinaviens geogr. utveckling S. 57 u. f. (vorz. 58) sowie Taf. 2; siehe auch seine Abhandlung: Om den skandinaviska landisens andra utbredning, Geol. Föreningens i Stockholm Förhandlingar 7. Bd. (1884/5) S. 436 u. f. An DE GEER schlossen

sich z. B. Munthe (Studier öfver baltiska hafvets qvartära historia, Bihang till kgl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar 18. Bd. 3. Abt. No. 1 (1892) S. 78—80 und 109—110 sowie De yngsta skedena u. s. w. S. 11 u. 13) und Sernander (Den skandinaviska växtvärldens utvecklingshistoria, Grundlinjer till föreläsningar, Sommarkurserna i Upsala 1895 (1895) S. 13—14) an. Der erstere hält es aber neuerdings [Studien über ältere Quartärablagerungen im südbaltischen Gebiete, Bulletin of the geol. Institution of the University of Upsala, 3. Bd. 1896—97 (1898) S. 27—114 (30—32)], wo er sich Keilhack's Einteilung (vgl. Anm. 29 u. 31) der Quartärperiode im wesentlichen anschliesst, für sehr wahrscheinlich, dass die Eisdecke während der letzten grossen Vereisungsperiode in Skandinavien und Russland eine grössere Ausdehnung besessen habe als De Geer annimmt.

28. (22) Und damit auch der Ansicht De Geer's bezüglich der Ausdehnung der Eisbedeckung während seiner letzten Eiszeit.

29. (22) Die Geikie'sche Gliederung der nordeuropäischen Glacialablagerungen, Jahrbuch d. kgl. preuss. geol. Landesanstalt u. Bergakademie zu Berlin f. d. Jahr 1895 (1896) S. 111—124.

30. (22) A. a. O. S. 119.

31. (22) Auch Munthe (Bulletin of the geol. Institution of the University of Upsala 3. Bd. (1898) S. 32) hält diese Annahme jetzt für sehr wahrscheinlich.

32. (23) Er sagt (a. a. O. S. 120): „Der von ihm [d. h. Geikie] angenommene baltische Eisstrom der vierten Eiszeit ist immer noch von so ungeheurer Grösse, steht denjenigen der älteren Eiszeiten nur so wenig nach, dass es kaum möglich ist, ihn mit den Thalgletschern der Alpen und Schottlands in Verbindung zu setzen, mit Erscheinungen, die Penck, wie mir scheint mit Recht, nur als postglaciale Episoden, Hansen für Norwegen als epiglaciale Vorstösse der Gletscher gedeutet hat". Später (S. 121) bezeichnet er die Thalgletscher als „Vorstösse".

33. (23) Ueber diese vgl. Hansen, Strandlinje-studier, Archiv for Mathematik og Naturvidenskab, 14. Bd. (1890) S. 254—343 sowie 15. Bd. (1892) S. 1—96 (vorz. 15. Bd. S. 14 und 90—91 sowie Karte C).

34. (23) Leider lässt sich dies nicht mit voller Bestimmtheit

behaupten, da ein sicherer Schluss aus der Ausdehnung des Eises auf das Klima der betreffenden Periode zur Zeit noch nicht möglich ist. Die einzige Möglichkeit, das Klima einer bestimmten Gegend während eines Abschnittes der Quartärperiode zu beurteilen, bietet meines Erachtens das Vorkommen von Resten einer grösseren Anzahl von Tieren oder Pflanzen, deren klimatische Bedürfnisse gegenwärtig zwischen engen Grenzen liegen, in aus diesem Abschnitte herstammenden Ablagerungen dieser Gegend.

35. (23) Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt Mitteleuropas seit dem Ausgange der Tertiärzeit (1894) S. 14—15 u. 164—165.

36. (23) Entwickl. d. ph. Pflzdecke d. Saalebezirkes (1898) S. 25 bis 29 und Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. (1899) S. 235—239 [7—11].

37. (23) Z. B. von SCHUMACHER (Die Bildung und der Aufbau des oberrheinischen Tieflandes, Mitth. d. Commission f. d. geol. Landes-Untersuchung von Elsass-Lothringen 2. Bd. (1890) S. 184—401 (300); Bericht d. Direction d. geol. Landes-Untersuchung von Elsass-Lothringen f. d. Jahr 1891, ebendas. 3. Bd. (1892) S. XI u. f. (XXXVI—XXXVIII); Ueber die Gliederung der pliocänen und pleistocänen Ablagerungen im Elsass, Zeitschrift d. deutschen geol. Gesellschaft 44. Bd. (1892) S. 828—838 (836 u. 838); vgl. dazu auch den 1897 bezw. 1898 erschienenen Bericht d. Direction d. geol. Landes-Untersuchung von Elsass-Lothringen f. d. Jahr 1896 in Mitth. u. s. w. 4. Bd. (1898) S. LXXXIII u. f. (CXXVI) und FÖRSTER in d. 1896 veröff. Berichte f. d. Jahr 1895, ebendas. S. LXXV—LXXIX) sowie von CHELIUS und VOGEL (Zur Gliederung des Löss, Neues Jahrb. f. Mineralogie Jahrg. 1891, 1. Bd. (1891) S. 104—107 und Erläuterungen z. geol. Karte d. Grossh. Hessen 3. Lief. Bl. Gross-Umstadt (1894) S. 32—39).

38. (23) Im Sinne von PENCK.

39. (23) Vgl. STEINMANN, Ueber die Gliederung des Pleistocän im badischen Oberlande, Mitteilungen d. grossh. bad. geol. Landesanstalt 2. Bd. (1893) S. 743—791 (779) sowie dessen Vortrag Ueber die Entwickelung des Diluviums in Südwest-Deutschland, in d. Zeitschrift d. deutsch. geol. Gesellschaft 50. Bd. (1898), Verhandlgn. S. *83* bis *106* (*95*).

40. (24) Steinmann erklärt noch in einem im Jahre 1898 gehaltenen Vortrage (vgl. Anm. 39) die Endmoränen der inneren Moränenzone des Alpenvorlandes und die baltische Endmoräne für gleichzeitige Gebilde. Allerdings geht aus seinen Worten nicht mit völliger Bestimmtheit hervor, ob er die inneren Endmoränen des Alpenvorlandes wie Keilhack als Gebilde einer selbständigen kalten Periode betrachtet: „ebenso wenig erscheint es zweckmässig, akademisch zu erörtern, ob man die durch die Hauptendmoränen gekennzeichnete Phase der Diluvialzeit als gesonderte Eiszeit oder nur als ein Rückzugstadium auffassen soll" (S. 85). Die Fortsetzung der baltischen Endmoränen im Osten sucht er in Polen und auf den Waldai-Höhen, nicht wie Geikie und De Geer auf der skandinavischen Halbinsel und in Finnland. Als gleichzeitige Gebilde auf den britischen Inseln sieht er die grossen Thalgletscher an.

41. (24) Im Sinne von Penck und Geikie.

42. (24) Auf das Vorhandensein dieser Periode machte zuerst Steinmann aufmerksam, vgl. dessen Abh. Ueber die Gliederung des Pleistocän im badischen Oberlande, Mitteilungen der grossh. badischen geol. Landesanstalt 2. Bd. (1893) S. 743—791 (vorz. 760—770 sowie 785 u. f.) sowie dessen schon mehrfach erwähnten Vortrag S. *99—100*, *104* u. *105*. Steinmann bezeichnet die Gebilde dieser Periode als „Mittelterrasse und deren Moränen".

43. (24) Vgl. z. B. Penck, Die Vergletscherung der deutschen Alpen (1882) z. B. S. 307 u. 323; Penck, Brückner et Du Pasquier, Le système glaciaire des Alpes. Guide publié à l'occasion du congrès géologique international à Zurich 1894 (1894) S. 18—19; Du Pasquier u. Penck, Bemerkungen über das Alter und die Verbreitung des Lösses, Geogr. Zeitschrift, herausg. von Hettner 2. Jahrg. (1896) S. 109—111; Du Pasquier, Ueber die fluvioglacialen Ablagerungen der Nordschweiz, Beiträge z. geol. Karte d. Schweiz 31. Lief. (1891) S. 37 u. 50—52; Mühlberg, Der Boden von Aarau. Geol. Skizze. Festschrift z. Einweihung des neuen Kantonsschulgebäudes in Aarau (1896) S. 40 des Separatabz. (der einzige hier erwähnte Löss ist wohl der obere Löss der rheinischen Geologen, vgl. die tabellarische Uebersicht am Ende der Abhandlung); Steinmann, Ueber die Gliederung u. s. w. S. 770 bis 791; desselben Verf. Bericht über die Exkursionen im Pleistocän

des badischen Oberlandes (14.—16. April 1892), im gemeinsch. Bericht d. geol. Landesanstalten v. Baden, Bayern, Elsass-Lothringen u. Hessen über Exkursionen in den Quartärbildungen des oberen Rheinthals zwischen Basel u. Mainz, ebendas. 3. Bd. 1. Heft (1894) S. 19 u. f. (64 bis 65), sowie dessen Vortrag, Ueber die Entwickelung des Diluviums u. s. w. S. *84*, *87—88* u. *99*.

44. (24) und **45.** (25) Im Sinne von PENCK und GEIKIE.

46. (25) Für die vierte Eiszeit GEIKIE's könnte man ein solches Klima ungezwungen wohl nicht behaupten. Auch das Verschwinden einer Anzahl Formen von ihren Wohnplätzen im arktischen Gebiete oder in den höheren Regionen der südlichen Hochgebirge, von denen sie nach allen oder vielen ihrer heutigen europäischen Wohnplätze in wärmerer Lage oder wenigstens nach diesen klimatisch gleichen oder ähnlichen, und zwar zur Zeit, als die eben besprochenen Wanderungen stattfanden, gewandert sind — an eine andere Herkunft lässt sich nicht denken, vgl. das über diesen Punkt bei der Besprechung der *Artemisia*-Arten (S. 60—61) gesagte —, liesse sich nur schwer oder garnicht als eine Folge des ungünstigen Klimas der vierten kalten Periode ansehen, in welcher nach GEIKIE's Annahme (a. a. O. S. 568—569) die Vergletscherung der Alpen nur unbedeutend gewesen sein soll, der Innthalgletscher nur ungefähr bis zur Gegend des Zillerthales, der Rheinthalgletscher nur bis zur Gegend von Chur vorgedrungen sein soll. Dagegen bereitet es keine Schwierigkeiten, dies Verschwinden als eine Folge des Klimas der dritten kalten Periode und der damaligen Vereisung ausgedehnter Gebiete Nord- und Mitteleuropas anzusehen.

47. (25) Diese Periode wird jetzt wohl am besten als fünfte kalte Periode bezeichnet. Denn es hat sich, wie schon gesagt wurde, herausgestellt, dass die sog. Hochterrasse und ihre Moränen im Gebiete des Oberrheines und im Alpenvorlande, welche man früher als einheitliche Gebilde, und zwar als solche der zweiten Eiszeit PENCK's, betrachtete, in eine Mittelterrasse nebst deren Moränen und in eine eigentliche Hochterrasse nebst deren Moränen geschieden werden müssen, welche zwei verschiedenen, durch eine lange, warme und zum Teil trockene Zwischenzeit, in welcher sich der jüngere Löss ablagerte, getrennten kalten Perioden angehören. Welche Gebilde in Norddeutschland und den angrenzenden Gegenden der süddeutschen Mittel-

terrasse und deren Moränen entsprechen, ist noch nicht festgestellt. Wahrscheinlich entsprechen ihnen die unteren Lagen des sog. oberen Diluviums. Wahrscheinlich erreichen die den Moränen der inneren Moränenzone des Alpenvorlandes entsprechenden Grundmoränen nicht allzuweit südlich von der baltischen Endmoräne, noch vor der von Klockmann, Dames, Wahnschaffe u. a. angenommenen Südgrenze des oberen Geschiebelehmes, ihr Ende; wahrscheinlich gehören wenigstens südlich von dieser Grenze alle Gebilde, welche man als oberen Geschiebelehm bezeichnet hat, und deren Entstehung man in die dritte Eiszeit Penck's verlegt hat, so z. B. die mit Löss bedeckten oberen Grundmoränen der Gegend von Zeuchfeld bei Freiburg a. U., welche von K. v. Fritsch (Ein alter Wasserlauf der Unstrut von der Freyburger nach der Merseburger Gegend, Zeitschrift f. Naturwissenschaften 71. Bd. (1898) S. 17—36) beschrieben wurden — Zimmermann bezweifelt freilich (Zeitschrift d. deutschen geol. Gesellschaft 51. Bd. (1899), Protokoll der Februarsitzung S. *15*), aber wohl mit Unrecht, die Moränennatur der von v. Fritsch für Gebilde dieser Art erklärten Ablagerungen — der Mittelterrassenperiode an. Ausserdem hat nun aber Penck (Die vierte Eiszeit im Bereiche der Alpen, Schriften d. Vereines z. Verbreitg. naturw. Kenntnisse in Wien 39. Bd. (1899) S. 67 bis 86) nachgewiesen, dass die Ablagerungen des Alpenvorlandes, welche früher von ihm als Gebilde einer einzigen, seiner ersten, Eiszeit angesehen wurden, zwei verschiedenen kalten Perioden angehören. Die erste dieser beiden Perioden war zwar, wie es scheint, nicht die erste Periode bedeutender Eisausdehnung während der Quartärzeit — mit diesem Namen bezeichne ich den durch Perioden bedeutender Wärmedepression und Vereisung weiter Gebiete der nördlichen Halbkugel ausgezeichneten Zeitabschnitt vom Ausgange des Miocäns bis zur Gegenwart — überhaupt, doch ist über die etwaigen früheren kalten Perioden etwas sicheres bis jetzt noch nicht bekannt geworden, so dass sie hier als erste kalte Periode bezeichnet werden kann. Im folgenden habe ich, wenn kein Missverständnis entstehen kann, die fünfte kalte Periode einfach als „kalte Periode“ bezeichnet.

48. (25) Keilhack hält (a. a. O. S. 118) die baltische Endmoräne und die genannten skandinavischen Endmoränen nicht für gleichzeitig entstandene Ablagerungen, doch scheint mir deren gleichzeitige Bildung

nach der Darstellung De Geer's (Om Skandinaviens geografiska utveckling efter istiden S. 57 u. f. (67) und Karte 2) sehr wahrscheinlich zu sein.

49. (25) Dieser scheint auch nach der Ablagerung der genannten Endmoränen sehr ungleichmässig gewesen zu sein. Denn nach De Geer (a. a. O. S. 78 sowie Taf. 3) deutet das Vorkommen von gewissen Schrammen und Moränen auf Gotland und Oeland auf einen erneuten Vorstoss des Eises hin, welches sich schon über diese Inseln hinaus nach Norden zurückgezogen hatte.

50. (25) Keilhack nimmt (a. a. O. S. 120), wie ich glaube mit Recht an, dass in diesen Zeitabschnitt auch die schon erwähnten, von Hansen beschriebenen epiglacialen Vorstösse der norwegischen Gletscher fallen. Vielleicht ist dieser auch mit Pettersen's „jüngerer Glacialzeit“ [Kvartärtidens udviklingshistorie efter det nordlige Norge, Tromsø Museums Aarshefter 9. Bd. (1886) S. 67—84 (82—83)] identisch. Nach Geikie (a. a. O. S. 493—494) fällt Hansen's epiglaciale Epoche mit seiner fünften Eiszeit, d. h. mit der atlantischen Periode Blytt's, meiner ersten kühlen Periode, zusammen.

51. (26) Sernander ist der Meinung, dass: „den sista nedisningen mot Atlantens kust ej öfvernådde alla bergstoppar“ (Den skand. växtvärldens utvecklingshistoria S. 13—14), und dass sich dort wie in anderen Gebirgsgegenden des Landes seit der Interglacialzeit ein Teil der Gebirgsflora erhalten hat: „Härifrån den skandinaviska florans amerikanskt grönländska element“ (S. 16). Das heutige Vorkommen von Arten in Skandinavien, welche im übrigen Europa und in Asien, oder wenigstens in dessen westlichem Teile, fehlen, aber wieder in Grönland und in weiter westlich und südwestlich gelegenen Teilen Nordamerikas, oder nur in letzteren, auftreten, ist kein Beweis dafür, dass diese — und andere — Arten auch während der kalten Periode hier gelebt haben. Diese Arten sind ohne Zweifel zum grössten Teile während der kalten Periode nach Mitteleuropa oder nach Mittelrussland ausgewandert wie die meisten übrigen in Skandinavien wachsenden Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe und später aus diesen Ländern nach Skandinavien zurückgekehrt, in ihnen aber ausgestorben. Dies ist meines Erachtens wahrscheinlich der Fall z. B. bei *Artemisia norvegica Fries,* welche im Dovre Fjeld und in den angrenzenden Gebirgsgegenden

wächst, dem übrigen Europa sowie Grönland fehlt und erst weiter westlich in Nordamerika wieder auftritt. Ein anderer, kleinerer Teil dieser Formen ist wohl erst nach Ausgang der fünften kalten Periode von Amerika über Grönland und Island nach der skandinavischen Halbinsel gewandert. Wohl nur wenige dieser Formen haben sich während der kalten Periode in Skandinavien erhalten. Dass das gegenwärtige Fehlen dieser Formen in Europa ausserhalb Skandinaviens nicht als Beweis dafür angesehen werden darf, dass sie auch in der kalten Periode in Europa ausserhalb Skandinaviens nirgends vorgekommen sind, lässt z. B. sehr deutlich die Verbreitung von *Pedicularis sudetica Willd.* erkennen. Diese Art wächst in Europa nur im Riesengebirge, im nordöstlichen Teile von Finnisch-Lappland sowie in den Gouv. Archangel und Perm; ausserdem kommt sie auf Nowaja-Semlja, an verschiedenen Stellen der sibirischen Nordküste nach Westen bis zur Westküste der Halbinsel Jalmal und in Nordamerika vor. Würde sie sich nicht im Riesengebirge erhalten haben, so würde wohl niemand von vornherein vermuten, dass sie jemals im mittleren Europa gelebt habe. (Es scheint mir allerdings nicht wahrscheinlich zu sein, dass sie aus Mitteleuropa im Verlaufe der kalten Periode wieder nach Norden vorgedrungen ist, und dass sie später zwischen dem Riesengebirge und dem nördlichen Finnland sowie den genannten russischen Provinzen ausgestorben ist. In diese nordischen Gegenden ist sie wohl im Ausgange der kalten Periode oder später aus Asien eingewandert.) Das gleiche gilt von *Saxifraga nivalis L.*, welche ebenfalls ganz isoliert im Riesengebirge auftritt. Ebenso gut wie diese beiden Arten können auch die grönländisch-amerikanischen Arten der skandinavischen Halbinsel während des Höhepunktes der kalten Periode in Mitteleuropa oder in Mittelrussland gelebt haben; sie können von dort im Verlaufe der Periode wieder nach Skandinavien gewandert, weiter im Süden aber ausgestorben sein. Blytt (Die Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate S. 46) nimmt an, dass sich sogar während der Zeit der grössten Ausdehnung des Eises im Verlaufe der Quartärperiode einige der härtesten arktischen Arten in Norwegen erhalten haben [vgl. dazu allerdings seine Abhandlung: Zur Geschichte der Nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora (S. 21 u. 26)]. Im Gegensatze zu diesen Forschern glaubt Andersson (Sv. växtvärldens

historia S. 2 [435]), dass Skandinavien in der Zeit der maximalen Eisausdehnung der Periode, in welcher die Formen der ersten Gruppe in Skandinavien eingewandert sind, durchaus vegetationslos gewesen sei, allerdings nimmt er nur eine Periode der Eisbedeckung an; vgl. dazu SERNANDER, Några ord med anledning af Gunnar Andersson, Svenska växtvärldens historia, Botaniska Notiser 1896 S. 114—128 (117).

52. (26) Die meisten Formen dieser Gruppe waren im Verlaufe der vorausgegangenen — vierten — kalten Periode aus dem Süden und Osten schrittweise und sprungweise nach Skandinavien vorgedrungen, manche anderen waren hierhin jedoch erst nach dem Ausgange dieser Periode von einer während der im Vorhergehenden mehrfach erwähnten Zeit der Ablagerung des jüngeren Lösses bestehenden, Grönland, Island und die Färöer umfassenden, Nordamerika mit den britischen Inseln verbindenden Landbrücke, nach welcher sie von Nordamerika gelangt waren, und zwar sprungweise, gewandert.

53. (26) Eine Landverbindung zwischen der skandinavischen Halbinsel, den dänischen Inseln, Jütland und Deutschland war damals wohl nicht vorhanden, sondern entstand erst im Verlaufe der kalten Periode.

54. (27) Zweifellos kehrten nicht alle vorher ausgewanderten Arten wieder nach Skandinavien zurück; viele der nicht zurückkehrenden erhielten sich aber im Süden, nach welchem sie zum Teil ausschliesslich über die skandinavische Halbinsel oder über diese und die britischen Inseln, von denen sie ebenfalls seit der fünften kalten Periode verschwunden sind, und zwar entweder erst in der fünften kalten Periode oder schon früher, gewandert waren.

55. (27) Vgl. DE GEER, Om Skand. geogr. utveckl. efter istiden S. 56 u. f. und Taf. 2.

56. (27) An dem Zustandekommen der sprungweisen Einwanderung dieser Elemente haben vorzüglich Vögel und Säugetiere sowie der Wind Anteil; das bewegte Wasser hatte für den Transport von Keimen von Formen dieser Gruppe nach Skandinavien wohl nur geringe Bedeutung. Die Vögel, welche, als der Boden Skandinaviens wieder eisfrei zu werden anfing, ohne Zweifel sehr häufig aus den Küstengegenden im Süden der Nordsee und später auch aus denen der Ostsee nach den eisfreien Gegenden Skandinaviens, vorzüglich wohl nach

seiner, wenigstens in etwas späterer Zeit, an Schaltieren so reichen Westküste, hinüberflogen und sich in diesen Gegenden bald auch während der wärmeren Jahreszeit dauernd aufhielten, verschleppten dorthin sicher zahlreiche Keime, welche teils sich ihrem Körper entweder mittels besonderer Einrichtungen oder, und zwar vorzüglich, mittels nasser zäher Bodenmasse, mittels Fadenalgen oder sogar ausschliesslich mittels Wassers anhefteten, teils von ihnen, allein oder in Verbindung mit grösseren Teilen der Mutterpflanzen, gefressen wurden und später im entwicklungsfähigen Zustande mit dem Kothe abgesetzt oder aus dem Kropfe oder Magen ausgestossen wurden, oder dadurch, dass Vögel, welche sie gefressen hatten, umkamen, bevor sie ihre Keimfähigkeit eingebüsst hatten, auf den Boden gelangten. (Von den von H. Hesselman, Några iakttagelser öfver växternas spridning, Botaniska Notiser 1897 S. 97—112, im Verdauungstraktus verschiedener Vögel, vorzüglich von Anas boschas, A. crecca und Lagopus mutus gefundenen Früchten und Samen gehört auch eine Anzahl solchen Arten an, welche in dieser Zeit in Skandinavien eingewandert sind.) Eine, wenn auch wohl nicht ganz so bedeutende, Uebertragung von Keimen wurde auch durch arktische Säugetiere bewirkt, welche in Skandinavien zum grossen Teile auf dem Landwege aus dem nördlichen Finnland eingewandert zu sein scheinen (vgl. De Geer, Om Skand. geogr. utvecklg. S. 114), zum Teil aber wohl — auch oder ausschliesslich — aus den Küstenländern im Süden und Osten der Ostsee in der kälteren Jahreszeit über die Eisdecke zwischen diesen und Skandinavien hierhin vorgedrungen sind. Auf diese Weise scheint das Rentier z. B. nach Oeland gelangt zu sein, wo seine Reste in einem von Ablagerungen des Ancylusseees bedeckten Torfmoore gefunden wurden (vgl. De Geer a. a. O. S. 113). Rentiere, Lemminge und ihre Feinde (Füchse und Eisfüchse) haben vielleicht noch längere Zeit nach ihrer ersten Einwanderung in Skandinavien nach dem Höhepunkte der kalten Periode, im Norden wie im Süden, periodische Wanderungen von Skandinavien nach den Nachbarländern und in umgekehrter Richtung unternommen und dabei Keime nach Skandinavien verschleppt. Viel geringere Bedeutung für die Einwanderung dieser Formen in Skandinavien hatte wohl der Wind. Er vermochte wahrscheinlich nur selten einen Keim über das offene Meer, welches, wie wir oben

gesehen haben, zur Zeit der Einwanderung dieser Elemente wesentlich breiter als gegenwärtig war, hinüberzuführen. Die meiste Wirksamkeit entfaltete der Wind wohl in der kalten Jahreszeit, und zwar dadurch, dass er grössere Keime, zum Teil in Verbindung mit grossen Stücken ihrer Mutterpflanzen — in diesem Falle auch kleinere Keime —, über die Eisdecke der skandinavischen Meere hinweg von den gegenüberliegenden nach den skandinavischen Küsten streckenweise schob oder rollte, streckenweise im Bogen trug (vgl. auch JOHANSSON, Hufvuddragen af Gotlands växttopografi och växtgeografi, Kgl. Svenska Vet.-Akademiens Handlingar Neue Folge 29. Bd. No. 1 (1897) S. 90).

Anfänglich gelangte in Skandinavien wahrscheinlich fast jeder eingeschleppte entwicklungsfähige Keim auch zur Entwicklung; im Laufe der Zeit jedoch, als die Pflanzendecke immer dichter und auch reicher an Formen und das Klima immer wärmer wurden, verminderte sich die Anzahl der Keime, welche zur Entwicklung kamen, bis es diesen endlich nur noch an besonders günstigen Oertlichkeiten gelang, zu normalen Individuen heranzuwachsen, welche im stande waren, sich zu erhalten und fortzupflanzen. Noch schneller als das Entwicklungsvermögen der Keime nahm aber die Zahl der eingeschleppten Keime selbst ab; denn im Osten, Südosten und Süden, von wo die meisten Keime eingeschleppt waren, verminderte sich immer mehr die Anzahl der Formen der ersten Gruppe, und bei vielen der überlebenden von diesen die Fähigkeit der Individuen, Keime hervorzubringen, welche ausserhalb ihres Wohnplatzes zur Entwicklung gelangen konnten.

57. (27) Vgl. DE GEER a. a. O. S. 70.

58. (28) Ein sicherer Beweis für eine ehemalige Verbindung der Ostsee — nebst den grossen mittelschwedischen Seeen, welche, wie schon oben gesagt wurde, ehemals mit der Ostsee in Verbindung standen — mit dem weissen Meere, welche früher, bevor die mittelschwedische Verbindung der Ostsee mit der Nordsee während der fünften kalten Periode bekannt war, von mehreren Forschern (so von A. ERDMANN, Geol. Forschungen in Schweden, Neues Jahrb. f. Mineralogie Jahrg. 1859, S. 257—262 (259—260) und LOVÉN, Om några i Vettern och Venern funna Crustaceer, Öfversigt af kgl. Vet.-Akademiens Förhandlingar 18. Jahrg. 1861 (1862) S. 285—314 (vorz. S. 307—308),

vgl. auch ebendas. 19. Jahrg. 1862 (1863) S. 463—468) als zweifellos hingestellt wurde, und deren Existenz auch sehr wahrscheinlich ist (vgl. z. B. Munthe, Studier öfver baltiska hafvets qvartära historia S. 85, 99, 101, 105—106 und De yngsta skedena u. s. w. S. 14; R. Credner, Ueber die Entstehung der Ostsee, Geogr. Zeitschrift, herausg. v. Hettner 1. Jahrg. (1895) S. 537—556 (551—552) sowie De Geer, Om Skand. geogr. utv. u. s. w. S. 93), von manchen Forschern (so von Schmidt, Einige Mittheilungen über die gegenwärtige Kenntniss der glacialen und postglacialen Bildungen im silurischen Gebiet von Ehstland, Oesel und Ingermanland, Zeitschrift d. deutsch. geol. Gesellschaft 36. Bd. (1884) S. 248—273 (266—267) vgl. dazu auch R. Credner, Die Reliktenseen II. Teil, Ergänzungsheft No. 89 zu Petermanns Mitteilungen (1888) S. 11—14), aber doch bezweifelt wird, ist nicht vorhanden. Am meisten spricht für eine ehemalige Verbindung beider Meere das Vorkommen von einigen Tieren, vorzüglich von Idotea entomon L., einer Assel, Cottus quadricornis L., einem Fische und Phoca foetida O. F. Müller, einer Robbe, im Ostseegebiete, doch kann dies auch auf andere Weise erklärt werden. Idotea lebt gegenwärtig in der Ostsee (einschl. des Bottnischen und Finnischen Meerbusens), und zwar nach Westen bis Hiddensee und bis zum Oeresunde (vgl. R. Credner, Die Reliktenseen I. Teil, Ergänzungsheft No. 86 zu Petermanns Mitteilungen (1887) S. 47), sowie im Mjös-, Wetter-, Mälar- und Ladoga-See; ausserdem kommt die Art an der ganzen Nordküste der alten Welt, vom Warangerfjorde bis zum Beringmeere, sowie im nördlichen Teile des Stillen Ozeans, aber nicht westlich vom Warangerfjorde bis zum Beringmeere vor [vgl. Stuxberg, Die Evertebraten-Fauna des sibirischen Eismeeres, in Nordenskiöld, Die wissenschaftl. Ergebnisse der Vega-Expedition 1. Bd. (1883) S. 481—600 (527)]. Sie kann meines Erachtens auch durch sprungweise Wanderung, durch welche sie wohl nach dem Kaspischen Meere, dem Karabugas und dem Aral-See gelangte, während der kalten Periode aus dem Eismeere direkt oder über Zwischenstationen in den finnischen Seeen nach der Ostsee gelangt sein, denn sie ist im stande, einen plötzlichen und bedeutenden Wechsel im Salzgehalte des Wassers ihrer Wohnstätte ohne Schaden zu ertragen (vgl. Stuxberg a. a. O. S. 518—520). Dagegen lässt sich an eine Einwanderung dieser Art aus Westen, welche Möbius annahm (Jahresb. d.

Commission z. wiss. Untersuchung der deutschen Meere 1. Jahrg. f. 1871 (1873) S. 120—121, meines Erachtens nicht denken. Die beiden anderen erwähnten Arten können aber wohl von dort eingewandert sein; Cottus lebt noch gegenwärtig, wenn auch in abweichender Form und unbedeutender Verbreitung, an den englischen Küsten.

59. (28) Sv. växtvärldens hist. S. 59—60 [481].

60. (28) So erklärt er z. B. *Salix lanata L.*, welche im Kalktuffe von Långsele in Lappland gefunden wurde, für einen östlichen Einwanderer, während das Vorkommen von sicheren Resten dieser Art im arktischen Lager des Kalktuffs bei Skultorp in Westergötland [vgl. J. M. Hulth, Ueber einige Kalktuffe aus Westergötland, Bulletin of the geol. Institution of the University of Upsala 4. Bd. 1. T. 1898 (1899) S. 89—124 (104, 121, vgl. auch Taf. IV Fig. 3)] doch dafür spricht, dass sie — wenigstens auch — aus dem Süden, wo sie gegenwärtig fehlt, oder aus dem Westen, wo sie gegenwärtig in Schottland vorkommt, eingewandert ist. Auch der Annahme Andersson's, dass einige Formen dieser Anpassungsgruppe, z. B. *Hedysarum obscurum L.* und *Salix arctica Pall.*, noch in der Einwanderung in Skandinavien begriffen sind — „torde vara stadda i spridning dit“ —, möchte ich nicht beistimmen.

61. (28) Vielleicht wurden die bisher zwischen den dänischen Inseln und zwischen diesen und dem Festlande hindurchführenden Nord- und Ostsee verbindenden Meeresstrassen schon während sie mit Eis bedeckt waren mit dem Materiale der Grundmoräne ausgefüllt (vgl. Munthe, Studier öfver u. s. w. S. 95—97), doch waren sie wohl noch nicht bei Beginn der kalten Periode zugeschüttet. (Munthe nimmt jedoch neuerdings [vgl. vorz. seine Abhandlung: Om de s. k. „glaciala sötvattensbildningarnas“ i Klågerups-trakten ålder och bildningssätt, Geol. För. Förh. 19. Bd. (1897) S. 120—136 (123—125)] an, dass bereits während des Abschmelzens des Eises eine Verbindung zwischen der Ostsee und der Nordsee in dieser Gegend entstand.) Das von den Verbindungsstrassen durchschnittene Gebiet wurde auch schon frühzeitig nach dem Abschmelzen des Eises so weit über den Meeresspiegel erhoben, dass diese, wenn sie damals noch bestanden hätten, schon dadurch trocken gelegt worden wären. Denn schon zur Zeit, als *Salix polaris Wahlbg.*, welche heute nach Hartman in

Schweden nur in Herjeådalen, Jemtland und Lappmark, in Norwegen in den Gebirgen von Ostfinnmark bis Dovre und Lomsfjellen vorkommt, noch in Schonen wuchs, war dessen Südwesten über sein jetziges Niveau erhoben, denn die Reste der genannten Weide wurden dort in unter dem jetzigen Meeresspiegel liegenden Süsswasserbildungen gefunden (vgl. Nathorst, Om Skånes nivåförändringar, Geol. Föreningens i Stockholm Förhandlingar 1. Bd. (1872—1874) S. 281—294 sowie dess. Verf. Nya fyndorter för arktiska växtlemningar i Skåne, ebendas. 3. Bd. (1876/77) S. 293—319 (311), Munthe, Studier öfver u. s. w. S. 96 bis 97, Andersson, G. För. Förh. 14. Bd. (1892) S. 530—531, dess. Verf. Växtpaleontologiska undersökningar af svenska torfmossar 2., Bihang till kgl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar 18. Bd. 3. Abt. No. 8 (1893) S. 41 sowie dess. Verf. Sv. växtv. histor. S. 24 [452]; vgl. hierzu aber Andr. M. Hansen, Om beliggenheten av braeskillet og forskellen mellem kyst- og kontinental-siden hos den skandinaviske storbrae, Nyt Magazin for Naturvidenskaberne 34. Bd. (1895) S. 112 bis 214 (165 u. f.), welcher die Ablagerung der Reste vor die spätglaciale Hebung verlegt); auch im nordöstlichen Seeland wurde wahrscheinlich *Salix polaris Wahlenbg.*, sicher *Betula nana L.* unter dem heutigen Meeresspiegel gefunden (vgl. Andersson, Växtpal. unders. u. s. w. S. 41—42). Es war somit damals, also zu einer Zeit, als noch ein arktisches Klima in den Küstengegenden Schonens herrschte, wohl auch das Gebiet der Meeresstrassen zwischen Ost- und Nordsee über den Meeresspiegel erhoben. Nach De Geer's Ansicht war die Verbindung zwischen beiden Meeren aber noch nicht aufgehoben, als der Rand des nordischen Eises sich schon über den 60° nach Norden zurückgezogen hatte (vgl. hierzu aber Sk. geogr. utveckl. S. 94).

62. (28) Ohne Zweifel sind sowohl über diese wie über die im Norden des Bottnischen Meerbusens gelegene Landbrücke zahlreiche Formen dieser Untergruppe eingewandert, doch fand ohne Zweifel die Einwanderung der meisten Formen auch, diejenige mancher sogar ausschliesslich, sprungweise über das Meer statt. Ich glaube somit nicht, dass die beiden Landbrücken die hohe Bedeutung für die Besiedlung Skandinaviens mit diesen Elementen besitzen, welche ihnen Blytt (Die Theorie u. s. w. S. 8—9 sowie Om de fytogeografiske og fytopalaeontologiske grunde forat antage klimatvexlinger under kvartärtiden,

Christiania Videnskabs-Selsk. Forhandlinger for 1893 No. 5 (1893 bezw. 1894) S. 5—6) und ANDERSSON (Sv. växtv. hist. S. 2 [435], 19 [449] u. 59—60 [481]) zuschreiben. Die gleiche Ansicht haben SERNANDER und JOHANSSON (vgl. den nächsten Abschnitt) ausgesprochen.

63. (28) Vgl. DE GEER, Sk. geogr. utvecklg. u. s w. S. 95—96 sowie S. 66 Fig. 18. Durch diesen Meeresarm drangen zur Zeit seiner Maximalausdehnung, als durch ihn verhältnismässig viel stark salzhaltiges Wasser nach der Ostsee floss, einige arktische Tiere, vorzüglich Yoldia arctica (Gray), aus dem Westen in diese ein; die Schalen dieser Muschel, welche sich auch, wie diejenigen einer Anzahl anderer arktischer Arten, an der skandinavischen Westküste in der Nähe der Mündung des Meeresarmes finden, sind weiter im Osten nur in dem von der damaligen Ostsee abgelagerten Bändermergel — hvarfvig mergel —, aber nicht in dem darüberliegenden Bänderthone, des Mälarthals angetroffen worden (vgl. A. ERDMANN a. a. O. S. 259—260, MUNTHE, Studier u. s. w. S. 102, 105—106, DE GEER, Geol. För. i Stock. Förh. 14. Bd. (1892) S. 73 und Sk. geogr. utv. u. s. w. S. 84). Die ostschwedischen Schalen dieser Muschel sind viel kleiner als diejenigen der Küstengegenden des Westens. (Betreffs anderer arktischer Tiere, welche in jener Zeit, z. T. wohl nur aus dem Westen, z. T. wohl aber auch oder sogar ausschliesslich, zusammen mit den drei bereits im Vorstehenden erwähnten — und zwar vielleicht teilweise sprungweise —, aus dem Weissen Meere, nach der Ostsee gewandert sind, vgl. LOVÉN, Om några i Vettern och Venern funna Crustaceer a. a. O., MUNTHE, Studier u. s. w. S. 102—106 sowie ders., Geol. För. Förh. 17. Bd. (1895) S. 583 bis 589, u. s. w.).

64. (28) DE GEER, a. a. O. S. 66, Fig. 18.

65. (29) Südlich von dieser Linie lag das Land höher als gegenwärtig, vgl. z. B. MUNTHE, Studier S. 92 u. 100 sowie DE GEER, a. a. O. Taf. 3.

66. (29) Dies ist wohl auch die Meinung DE GEER's (a. a. O. S. 76 u. 93).

67. (29) Die Grenzen ihrer damaligen Ausdehnung sind noch nicht genau festgestellt, vgl. DE GEER, a. a. O. S. 76 u. f. u. 94—95 sowie die Karten 3 u. 4 und MUNTHE, Studier S. 92 u. f. sowie dess. Verf. Abhdg. Om den senkvartära landhöjningen kring Bottniska viken,

Geol. För. Förh. 20. Bd. (1898) S. 369—393 und Högbom, Om högsta marina gränsen i norra Sverige, ebend. 18. Bd. (1896) S. 469—491.

68. (29) Betreffs ihres damaligen Umfanges vgl. De Geer, a. a. O. S. 104—107, 109—111 und Karte 5.

69. (29) Salzreiches Tiefenwasser vermochte in späterer Zeit von der Nordsee nur noch in geringer Menge einzudringen, vgl. De Geer, a. a. O. S. 96.

70. (29) De Geer, a. a. O. S. 109, 111 und 116.

71. (29) Vgl. Munthe, Iakttagelser öfver qvartära bildningar på Gotland, Geol. För. Förh. 8. Bd. (1886) S. 111—140 (117); dess. Verf. Om postglaciala aflagringar med Ancylus fluviatilis på Gotland, Öfversigt af k. Vet.-Akad. Förhandlingar 44. Jahrg. 1887 (1887/88) S. 719—732 sowie dess. Verf. Abhdg. Ueber die sog. „undre grålera“ und einige darin gefundene Fossilien, Bulletin of the geol. Institution of the University of Upsala 1. Bd. (1893/94) S. 118—132 (119).

72. (29) Die Ostsee während des Zeitabschnittes vom Beginne der Abschmelzperiode des Inlandeises bis zu ihrem Abschlusse von der Nordsee wird von diesen als baltisches Eismeer bezeichnet.

73. (29) Vgl. Nathorst, Om lemningar af *Dryas octopetala* L. i kalktuff vid Rangiltorp nära Vadstena, Öfversigt af k. Vetensk.-Akad. Förhandlingar 43. Jahrg. 1886 (1886/7) S. 229—237 (237), dess. Verf., Om en fossilförande leraflagring vid Skattmansö i Upland, Geol. För. Förh. 15. Bd. (1893) S. 539—587 (564), Andersson, Växtpaleont. undersökningar af sv. torfmossar 1., Bihang t. k. Sv. Vetensk.-Akad. Handlingar 18. Bd. 3. Abt. No. 2 (1892) S. 26, dess. Verf. Sv. växtv. histor. S. 33 [459] sowie De Geer, a. a. O. S. 112—113.

74. (29) Das Inlandeis war nach De Geer (a. a. O. S. 108 u. Karte 5) damals noch recht bedeutend, vorzüglich in Norrland.

75. (29) Diejenigen Formen dieser Untergruppe, von denen bis 1895 in Schweden in Ablagerungen der kalten Periode sichere Reste aufgefunden wurden, sind von Andersson, Svenska växtvärldens historia S. 107 [527] u. f., aufgeführt. Hieraus sind meine Angaben in den Tabellen am Ende der vorliegenden Abhandlung meist entnommen.

76. (30) Vgl. Andersson, Studier öfver torfmossar i södra Skåne, Bihang t. k. Svenska Vet.-Akad. Handlingar 15. Bd. 3. Abt. No. 3 (1889) S. 8, 11, 12 u. 30 sowie Nathorst, Ueber den gegenwärtigen Standpunkt

unserer Kenntniss von dem Vorkommen fossiler Glacialpflanzen, ebend. 17. Bd. 3. Abt. No. 5 (1892) S. 7.

77. (30) Sämtliche Formen dieser Untergruppe sind in den Tabellen am Ende der Abhandlung aufgeführt.

78. (30) Sämtliche Formen dieser Untergruppe sind in den Tabellen aufgeführt.

79. (30) ANDERSSON unterscheidet deshalb scharf eine wenn auch nur kurzdauernde Birken-Espenperiode von einer Kiefernperiode, vgl. Studier öfver torfmossar i södra Skåne, a. a. O. S. 8, 31—32, Växtpaleontol. undersökningar af sv. torfmossar 1., a. a. O. S. 27, 2., a. a. O. S. 45, 46—47 sowie Sv. växtv. hist. S. 24—25 [452—453]. Ihm schliesst sich SERNANDER (Den skand. växtv. utveckl. S. 17) an. Auch in der Geschichte der Pflanzenwelt Dänemarks lässt sich deutlich (vgl. STEENSTRUP, Geognostisk-geologisk undersögelse af skovmoserne Vidnesdam-og Lillemose i det nordlige Sjelland, Det kgl. Danske Vid. Selskabs naturv. og math. Afhandlinger 9. Teil (1842) S. 17—120) eine Birken-Espenperiode — die Espe scheint hier allerdings stellenweise ohne die Birke aufgetreten zu sein, was aber wohl nur lokale Ursachen hat, denn stellenweise war letztere, wie später durch VAUPELL nachgewiesen wurde, häufiger als die Espe — von einer Kiefernperiode unterscheiden. Auf der skandinavischen Halbinsel sowohl wie in Finnland ist gegenwärtig eine schmale Birkenzone jenseits der Zone der Nadelhölzer vorhanden, vgl. z. B. KELLGREN, Några ord om den skandinaviska björkregionen, Bot. Notiser 1894 S. 233—236 und KIHLMAN, Pflanzenbiologische Studien aus Russisch Lappland, Acta soc. pro fauna et flora fennica 6. Bd. No. 3 (1890) S. 261—263.

80. (30) Vgl. SERNANDER, Studier öfver den gotländska vegetationens utvecklingshistoria (1894) S. 42, 46, 77, 108—109; es war dies vielleicht eine Folge der isolierten Lage der Insel, nach welcher nicht wie nach dem südlichen Teile der Halbinsel eine schrittweise Wanderung stattfinden konnte, und welche auch viel weniger Gelegenheit als das Festland für eine sprungweise Einwanderung bot. Es ist aber doch möglich, dass auch nach Gotland die Birke und Espe vor der Kiefer gewandert sind. Denn in dem unteren Teile der Kalkgyttja- (nach SERNANDER Bleke-)schicht der Ablagerung von Göstafs, welche Kieferreste einschliesst, findet sich neben den Resten der beiden

zuerst genannten Bäume nur Kieferpollen, und erst im oberen Teile treten auch andere Teile der Kiefer auf. Hieraus lässt sich wenigstens darauf schliessen, dass die Kiefer in den ersten Zeiten der Gyttjabildung nicht wie die beiden anderen Bäume in der Nähe des Wasserbeckens, in welchem sich diese ablagerte, wuchs; denn sonst würden sich ebenso wie von jenen Bäumen auch von ihr andere Reste als Pollen im unteren Teile der Gyttjaablagerung vorfinden. Aber auch auf eine Ansiedlung der Kiefer auf Gotland nach derjenigen der beiden anderen Bäume und selbst darauf, dass die Kiefer zur Zeit der Bildung des unteren Teiles der Gyttjaablagerung noch gar nicht auf dieser Insel wuchs, kann man aus der eigentümlichen Verteilung ihrer Reste in der Ablagerung schliessen. Denn Kieferpollen kann vom Winde sehr weit fortgeführt werden, wie vorzüglich die Beobachtungen von Wille [Ferskvandsalger fra Novaja Semlja samlede af Dr. F. Kjellman paa Nordenskiölds Expedition 1875, Öfversigt af k. Vetensk.-Akad. Förh. 36. Jahrg. 1879 (1880) No. 5 S. 13—74 (15)], welcher ihn zwischen auf Novaja-Semlja gesammelten Süsswasseralgen fand, erkennen lassen [vgl. auch Andersson, Om några växtfossil från Gotland, Geol. För. Förh. 17. Bd. (1895) S. 35—52 (43—44, 46)].

81. (30) Nach Andersson (Sv. växtv. hist. S. 26 [454]) lebte wahrscheinlich die Birke schon in den westlichen Teilen des mittleren Schwedens, die Kiefer schon in Schonen, als noch grosse Flächen des oberen Norrlands mit Eis bedeckt waren.

82. (30) Schon oben (S. 29—30) wurde darauf hingewiesen, dass die Formen der ersten Untergruppe keine Einheit bilden, sondern dass sich unter ihnen mehrere Untergruppen unterscheiden lassen, und dass, als sich die letzte von diesen, in welcher höhere Weiden vorherrschen — auch *Sorbus Aucuparia L.* und *Prunus petraea Tausch* gehören wohl zu ihr —, ausbreitete, sich die Gebiete vieler Formen der ersten dieser Untergruppen bereits wieder sehr verkleinert hatten und weiter verkleinerten.

83. (30) Manche Arten, wie *Betula nana L.* und *Dryas octopetala L.*, passten sich an das Leben im Birken- und Kiefernwalde an und waren wohl noch am Schlusse der kalten Periode namentlich in den norrländischen Wäldern recht weit verbreitet. Reste von *Dryas* finden sich vielfach mit solchen der Kiefer zusammen in den norr-

ländischen Kalktuffen (vgl. z. B. NATHORST, Geol. För. Förh. 7. Bd. (1885) u. 8. Bd. (1886) sowie SERNANDER, Bot. Not. 1890 S. 134—142), die wohl aus dem feuchten Abschnitte am Schlusse der kalten Periode stammen, in welchen die Ancylussenkung fällt (vgl. oben S. 42—45); ANDERSSON (Geol. För. Förh. 16. Bd. (1894) S. 704—707) verlegt deren Bildung allerdings in frühere, SERNANDER (vgl. S. 73) in spätere Zeit. Im Verlaufe dieses während seiner Klimax recht nasskalten Abschnittes sind wohl zahlreiche Formen der ersten Untergruppe auf weiten Strecken zugrunde gegangen (vgl. S. 45).

84. (31) Wegen des Namens vgl. Th. M. FRIES, Strödda bidrag till kännedomen om Skandinaviens barrträd, Bot. Not. 1890 S. 250 bis 266 (250).

85. (31) Reste beider Bäume sind in Skandinavien wenigstens bis jetzt nicht gefunden worden.

86. (31) Vgl. das im folgenden Abschnitte (S. 44—45) gesagte.

87. (32) Mit Bestimmtheit lässt sich nicht sagen, in welchem Grade sich das Klima demjenigen der Gegenwart näherte, bevor im Beginne der heissen Periode sowohl die Sommer- wie die Wintertemperatur bedeutender als die der Jetztzeit wurde. Der Zeitpunkt, an welchem sich das Klima am meisten demjenigen der Gegenwart genähert hatte, wird am besten als Grenze zwischen beiden Perioden gewählt.

88. (32) Auf die übrigen Neueinwanderungen während dieses Zeitabschnittes ist im Abschnitte III dieser Abhandlung hingewiesen.

89. (32) Vgl. ANDERSSON, Studier öfver svenska växtarters utbredning och invandringsvägar I., Bot. Not. 1893 S. 217—239 und Sv. växtv. hist. 60—62 [482—484] (hier behandelt ANDERSSON auch die Einwanderung der gewöhnlichen Erle).

II.

1. (34) Von denen ein grosser Teil an Stellen wächst, an denen sich nur selten oder fast nie Tiere aufhalten, welche weite Wanderungen unternehmen.

2. (35) Auch die meisten der schattenliebenden Formen dieser Gruppen vermögen in einem dichten Walde, vorzüglich im Fichten-

oder Buchenwalde, dessen Boden mit einer hohen und mehr oder weniger feuchten Laub- oder Nadelschicht bedeckt ist, nicht zu leben.

3. (37) Für diese Annahme spricht der Umstand, dass die meisten Formen dieser Gruppen, je näher ihrem Ursprungslande, desto indifferenter hinsichtlich der Beschaffenheit ihres Nährbodens werden.

4. (39) Wie bereits in der Einleitung gesagt wurde, nimmt Blytt sowohl auf Grund der Ergebnisse seiner Untersuchungen der lebenden norwegischen Flora wie derjenigen der norwegischen Torfmoore an, dass auf die kalte Periode eine Periode, die boreale, gefolgt ist, in welcher das Klima nicht nur trockener, sondern wahrscheinlich auch wärmer als in der Jetztzeit war (vgl. z. B. Zur Geschichte u. s. w. S. 10 sowie Ueber zwei Kalktuffbildungen u. s. w. S. 23). In dieser Periode sind seine borealen Arten eingewandert, welche zum grossen Teile zu meiner zweiten Gruppe gehören. Sernander schliesst sich den Ansichten Blytt's im wesentlichen an (vgl. Om Litorina-tidens klimat och vegetation, a. a. O. S. 353—355, Studier öfver den gotl. veget. utveckl. S. 83, Den sk. växtv. utveckl. u. s. w. S. 14). Nach seiner Ansicht fällt in diese Periode der Schluss der Ancyluszeit der Ostsee. Wesentlich anderer Meinung ist jedoch, wie bereits gesagt wurde, Andersson (Sv. växtv. hist. S. 41 [466]). Er nimmt an, dass während der Wanderung der Formen der Altai-Flora Areschoug's, die meist zu meiner zweiten Gruppe gehören, nach ihren heutigen Wohnplätzen im östlichen Skandinavien, welche nach seiner Meinung in den letzten Abschnitt des Bestehens des Ancylusseees —: „under senare delen af ancylustiden, då förbindelsen med världshafvet var afspärrad“, kann doch nur dies bedeuten sollen, denn zum Ancylussee wurde die Ostsee doch erst, nachdem ihre offene Verbindung mit der Nordsee aufgehoben war —, d. h. in die letzte Epoche der Kieferperiode oder vielleicht in den Anfang der Eichenperiode, fällt, nicht das Klima ganz Europas oder auch nur ganz Skandinaviens einen wesentlich kontinentaleren Charakter als gegenwärtig besessen habe, sondern dass nur der l o k a l kontinentale Charakter des Klimas des östlichen Schwedens, vorzüglich der Kalk-Inseln Gotland und Oeland, noch stärker hervorgetreten sei als in unseren Tagen, während zu derselben Zeit das Klima des westlichen Skandinaviens offenbar von entschieden insularer Beschaffenheit gewesen sei. Die Arten der Altai-Flora waren seiner Meinung nach

ursprünglich weiter verbreitet, sind dann aber, „als sich später in der Litorinaperiode die Verhältnisse völlig umkehrten und alles mitwirkte, um das Klima des südöstlichen baltischen Gebietes so insular wie möglich zu gestalten, wahrscheinlich stark zurückgedrängt worden". Wenn ANDERSSON die Verbreitung dieser und ähnlich an das Klima angepasster Formen ausserhalb Skandinaviens ins Auge gefasst und gleichzeitig die Ausbreitungsfähigkeit dieser Formen näher untersucht haben würde, so würde er die vorstehend wiedergegebenen Ansichten wohl nicht ausgesprochen haben.

5. (40) Eine Landverbindung zwischen Grönland, Island, den Färöer und Schottland während dieser Zeit nimmt GEIKIE (vgl. Great Ice Age 3. Aufl. Taf. XII) an; auch BLYTT glaubt, dass eine solche Verbindung ehemals bestanden habe, doch verlegt er ihr Bestehen in einen früheren Zeitabschnitt (vgl. Die Theorie der wechselnden kontinentalen und insularen Klimate, a. a. O. S. 39 u. f. sowie 177).

6. (40) NEHRING spricht [vgl. z. B. Ueber Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit (1890) S. 172 u. f., sowie Ueber pleistocäne Hamster-Reste aus Mittel- und Westeuropa, Jahrb. d. k.-k. geol. Reichsanstalt 43. Bd. 1893 (1894) S. 179—198 (195)] Mitteleuropa ein solches Klima — ein subarktisches Steppenklima — während der Zeit zu, während welcher Steppentiere, deren Reste an zahlreichen Stellen Europas in jüngeren quartären Ablagerungen gefunden wurden, in Mitteleuropa lebten. Steppentiere haben aber wahrscheinlich während mehrerer Perioden in Mitteleuropa gelebt, in grösster Individuenanzahl und am längsten wohl in einem trockenen Zeitabschnitte zwischen der vierten und der fünften kalten Periode; aus diesem, welcher meines Erachtens nur quantitativ von dem heissesten Abschnitte der ersten heissen Periode abweicht, stammen wohl die meisten Reste jener Tiere, während aus der ersten heissen Periode nur ein kleiner Teil stammt. Zu den aus dieser Periode stammenden Steppentierresten gehören wohl diejenigen der bekannten Ablagerung am Schweizersbilde unweit Schaffhausen (vgl. über diese Ablagerung: J. NÜESCH, Das Schweizersbild, eine Niederlassung aus palaeolithischer und neolithischer Zeit, Neue Denkschriften d. allg. schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturwissenschaften 35. Bd. 1896), welche von NEHRING (Die kleineren Wirbeltiere vom Schweizersbild bei Schaffhausen, a. a. O. S. 39 u. f.) behandelt worden sind. Die

Tierreste einschliessenden Schichten dieser Ablagerung werden unterlagert von Schottern aus der Zeit der letzten grossen Vereisung (vgl. Penck, Die Glacialbildungen um Schaffhausen und ihre Beziehungen zu den praehistorischen Stationen des Schweizersbildes und von Thayingen, a. a. O. S. 155—179 (176—179) sowie Gutzwiller, Die erratischen Gesteine der praehistorischen Niederlassung zum Schweizersbild und das Alter dieser Niederlassung, a. a. O. S. 181—194 (193—194), vgl. auch Nüesch, a. a. O. S. 238 u. f.), also von solchen der fünften kalten Periode, sie sind somit jünger als diese und besitzen nicht wenigstens z. T. interglaciales Alter, wie Steinmann (Das Alter der palaeolithischen Station vom Schweizerbild bei Schaffhausen und die Gliederung des jüngeren Pleistocän, Ber. d. naturf. Gesellsch. z. Freiburg 9. Bd. (1895) S. 111—121) annahm. Beim Schweizersbilde folgt (vgl. vorzügl. Nüesch, a. a. O. S. 236 u. f.) auf die Schotterschichten eine Breccienschicht, die Reste mehrerer arktischer Nager, darunter solche von Myodes torquatus Pall., dem Halsbandlemminge, welche vorzugsweise im tieferen Niveau der Schicht vorkommen, sowie solche von Arvicola nivalis Mart., Arv. ratticeps K. u. Bl. (dazu Nehring, a. a. O. S. 59) und Lagopus-Arten, aber auch Reste von Steppennagern, z. B. von Cricetus phaeus Pall., C. vulgaris Aut. und Lagomys pusillus Pall. einschliesst. (Zusammenstellungen der in den einzelnen Schichten gefundenen Reste finden sich bei Nüesch, a. a. O. S. 243 u. f., vorz. S. 279—283.) Ueber dieser Breccienschicht folgt die sog. gelbe Kulturschicht, welche neben Resten von Spermophilus rufescens K. u. Bl. auch solche von Vulpes lagopus L. und Lagopus und selbst von Sciurus einschliesst, und dann folgen Schichten, die neben wenigen Resten von Lagomys pusillus Reste von der heutigen mitteleuropäischen Fauna angehörenden Tieren enthalten. Die untere Nagetierschicht wurde in ihren unteren Teilen offenbar in der kalten Periode nach Rückzug der Gletscher, in ihren oberen Teilen aber während der heissen Periode gebildet, in welche auch die Bildung der gelben Kulturschicht fällt. (Nehring schliesst [a. a. O. S. 49—54] aus dem Vorkommen mehrerer Sciurus-Unterkiefer in letzterer Schicht, welche wie die — wenigen — Reste anderer Waldtiere, z. B. vom Biber, Wildschweine, Reh und Edelhirsche, in den oberen Partien der Schicht an Stellen, an denen die Grenze zwischen ihr und der höheren grauen Schicht nicht scharf ausgeprägt

war [vgl. NÜESCH, a. a. O. S. 255], gefunden wurden, dass sich gegen Schluss der Entstehungszeit der Schicht der Wald in der Gegend etwas ausbreitete.) Das Nebeneinandervorkommen von Resten von arktischen und von Steppentieren in der unteren Schicht sowie in der gelben Kulturschicht ist wohl kein Beweis dafür, dass beide Tiergruppen nebeneinander gelebt haben; die Reste sind wohl nach ihrer Ablagerung durch äussere Eingriffe stellenweise miteinander vermengt worden. Zu der Zeit, als die Steppennager in diese Gegend kamen, lebten hier oder in der Nähe wohl keine arktischen Tiere mehr. Auch in anderen Gegenden Mitteleuropas haben meines Erachtens weder in dieser noch in früherer Zeit arktische und Steppen-Tiere, vorzüglich Nager, gleichzeitig gelebt; überall, wo beider Reste nebeneinander vorkommen, sind die Reste der einen Tiergruppe erst nachträglich in die Ablagerung der anderen gelangt oder beider Reste sind miteinander vermengt worden (vgl. dazu z. B. NEHRING, Ueber Tundren und Steppen S. 176—177 sowie Schweizersbild, a. a. O. S. 49 — auch NÜESCH, ebendas. S. 257 —, welcher ein zeitweilig gleichzeitiges Vorkommen beider Tiergruppen wenn auch nicht an gleichen so doch an benachbarten Oertlichkeiten — und zwar ein Vorkommen der Steppen-Tiere in der Ebene, der arktischen im benachbarten Gebirge — annimmt und glaubt, dass ihre Reste entweder durch die Thätigkeit der Raubvögel, welche die Reste der arktischen Tiere in die Niederungen verschleppten, oder infolge gelegentlicher Wanderungen der arktischen Tiere nach den Niederungen miteinander vermengt wurden; nach meiner Meinung lebten zur Zeit, als die Steppennager bis nach der Gegend von Schaffhausen vorgedrungen waren, auch in den benachbarten Gebirgen keine arktischen Tiere mehr). Denn die Steppennager, welche im Gegensatze zu manchen arktischen sehr sesshaft sind (vgl. NEHRING, Ueber Tundren und Steppen S. 124, 139—140), haben ihre Heimat im Osten wohl erst in einem Zeitabschnitte, in welchem sie dort nicht mehr zu leben vermochten, also lange nach Beginn der heissen Periode, wahrscheinlich erst während deren Klimax, verlassen. Ihre Ankunft in der Gegend von Schaffhausen ist durch einen sehr langen Zeitraum von der Zeit getrennt, wo hier Tundren sich ausdehnten und Tundrentiere lebten; in einem Abschnitte dieser Zwischenzeit war wohl der grösste Teil der Schaffhauser Gegend mit Wald

bedeckt. Dass nach der Gegend von Schaffhausen wie nach Mitteleuropa überhaupt damals nur Bewohner der ostrussisch-westsibirischen — subarktischen — Steppen, aber nicht spezifische Bewohner der südlicheren, wärmeren Steppengegenden, wie z. B. Erinaceus auritus Gml. (vgl. Nehring, a. a. O. S. 185 sowie 86 u. f.), gelangt sind, deutet, wie bereits oben gesagt wurde, darauf hin, dass zur Zeit, als die Steppentiere durch die Ungunst des Klimas aus dem Osten nach Mitteleuropa vertrieben wurden, wahrscheinlich während der Klimax der Periode, in diesem ein Klima herrschte, welches nur Bewohnern der nördlichen Steppen eine Ansiedlung gestattete, also wahrscheinlich dem heute auf jenen herrschenden entsprach. Die Bildung der oberen Schichten fällt in die Zeit nach Ausgang des heissesten Abschnittes der ersten heissen Periode — diejenige der oberen Breccie vielleicht in die erste kühle Periode —, in welcher, mit Ausnahme des heissesten Abschnittes der zweiten heissen Periode, in dem die Wälder sich wieder lichteten und strichweise vollständig verschwanden, der weitaus grösste Teil der Oberfläche Mitteleuropas, und so auch der Schaffhauser Gegend, mit Wald bedeckt war. Eine Zeitlang, vielleicht im Ausgange der heissen Periode, vielleicht auch noch später, haben bei Schaffhausen einzelne Steppentiere, so Lagomys pusillus, neben Waldtieren, welche schon im Ausgange der heissen Periode mit dem Walde einwanderten, gelebt, wenigstens wurden, wie bereits angedeutet, beider Reste zusammen gefunden (vgl. Nehring, Schweizersbild S. 50, Nüesch, a. a. O. S. 272—273), dann, wahrscheinlich während der Klimax der ersten kühlen Periode, verschwanden sie. Da in der zweiten heissen Periode keine charakteristischen Steppenbewohner einwanderten, so sind in den Ablagerungen, die sich seit dem Aussterben der letzten Steppentiere, welches wahrscheinlich während der Klimax der ersten kühlen Periode stattfand, gebildet haben, allein Reste der heutigen mitteleuropäischen Fauna enthalten; das Vorhandensein der zweiten heissen Periode lässt sich in keiner Weise erkennen, der ganze Schichtenkomplex aus der Zeit nach dem Höhepunkte der ersten heissen Periode macht vielmehr den Eindruck, als stamme er aus einer einzigen Periode. Dies nimmt z. B. Nehring auch an (Ueber Tundren und Steppen S. 177, Ueber pleistocäne Hamster-Reste aus Mittel- und Westeuropa, a. a. O. S. 194—195, Schweizersbild, a. a. O. S. 48—50, 52); nach seiner Meinung ging dieser

von ihm als Waldperiode bezeichneten Periode eine Steppenperiode und dieser eine Tundrenperiode voraus, welche beide durch allmähliche Uebergänge unter sich wie die Steppenperiode mit der Waldperiode verbunden waren. Auch der Ansicht NEHRING's über die beiden ersten Perioden seiner Postglacialzeit kann ich, wie aus dem oben gesagten hervorgeht, nicht beistimmen; auf die Zeit, in welcher weite Striche Mitteleuropas einen Tundrencharakter besassen, folgte nicht unmittelbar die Zeit, in welcher weite Striche Mitteleuropas den Charakter von subarktischen Steppen hatten, sondern vielmehr ein langer Zeitabschnitt, in welchem in Mitteleuropa Wald und Waldtiere weit verbreitet waren. Dass dieser Zeitabschnitt aus der Folge der fossilführenden Ablagerungen nicht zu erkennen ist, ist meines Erachtens dadurch verursacht, dass die Ablagerungen, welche sich in ihm bildeten, von denen die dem ersten Abschnitte der ersten heissen Periode angehörenden wohl nur ganz unbedeutend waren, während des heissesten Abschnittes der heissen Periode durch die Atmosphärilien zumeist wieder zerstört wurden. Auch von den darunter liegenden Ablagerungen des kältesten Abschnittes der kalten Periode wurden damals wohl viele zerstört.

Vielleicht fand in der ersten heissen Periode auch eine Ablagerung von Löss statt wie in ähnlichen Abschnitten vor der fünften kalten Periode, doch war diese wohl nur unbedeutend; in der Nähe des Schweizersbildes lässt sich aus dieser Zeit stammender Löss nicht nachweisen (vgl. GUTZWILLER, a. a. O. S. 193—194). Vielleicht stammen alle Reste von Steppentieren im Lösse aus älterer Zeit, wahrscheinlich aus dem trockenen Zeitabschnitte zwischen der vierten und der fünften kalten Periode, in welchem die Bildung des sog. jüngeren Lösses erfolgte.

7. (42) DE GEER, Skand. geogr. utveckl. S. 104—107, 109—111 und Karte 5.

8. (42) Wie weit diese Verkleinerung fortgeschritten war, wird sich wahrscheinlich nicht mit Bestimmtheit feststellen lassen, da sich die Strandbildungen, welche während dieser negativen Verschiebung der Strandlinie des Seees entstanden, wohl nicht von denjenigen der negativen Strandlinienverschiebung des Seees während der ersten heissen Periode unterscheiden lassen werden; vgl. dazu MUNTHE, Ueber die sog.

„undre grålera“ und einige darin gefundene Fossilien, Bull. of the geol. Inst. of the University of Upsala 1. Bd. (1893/94) S. 118—132 (129), Sernander, Studier öfver d. gotl. veget. utveckl. S. 12 sowie De Geer, a. a. O. S. 106.

9. (42) Dies ist auch die Ansicht von Andersson, Studier öfver Finlands torfmossar och fossila kvartärflora, Fennia 15. Bd. No. 3 (1898) S. 152—154, 208—209, vgl. dazu auch Geol. För. Förh. 16. Bd. (1894) S. 697—700.

10. (42) In Nordgotland stieg der See bis zu einer Höhe von 42 m ü. M., in Mittelgotland bis zu einer solchen von 31,4 m, vgl. Munthe, Om postglaciala aflagringar med Ancylus fluviatilis på Gotland, Öfv. af kgl. Vet.-Akad. Förh. 44. Jahrg. 1887 (1887/88) S. 719 bis 732 (722) und Sernander, Studier öfv. d. gotl. veg. utv. S. 10. Auf die Südküste der Ostsee erstreckte sich diese Senkung wohl nicht, die Ablagerungen mit „alluvialer“ reiner Süsswasserfauna, welche in Pillau unmittelbar an der heutigen Ostseeküste durch Bohrung bei 30 m Tiefe nachgewiesen wurden, sowie die „alluvialen“, ebenfalls ausschliesslich Reste von Süsswasserformen enthaltenden Ausfüllungen einer alten Thalrinne, welche bei Königsberg bis 20 m unter den Meeresspiegel hinabreichen [vgl. Jentzsch, Zeitsch. d. deutsch. geol. Gesellsch. 42. Bd. (1890) S. 617—618, und dazu Munthe, Ueber die sog. „undre grålera“ u. s. w. S. 131 und Geol. För. Förh. 19. Bd. (1897) S. 120 u. f. (125)], stammen wohl aus der Zeit vor der fünften kalten Periode, in welcher Zeit die Ostsee wohl schon — mindestens — einmal ein Süsswassersee war [vgl. dazu Fr. Andersson, Ueber die quartäre Lagerserie des Ristinge Klint auf Langeland, Bull. u. s. w. 3. Bd. (1898) S. 115—180 (180)]. Ob während der Ancylussenkung ein Eintritt von Seewasser aus der Nordsee in den Ancylussee erfolgte, lässt sich nicht mit Sicherheit entscheiden. Das Vorkommen gewisser mariner Diatomeen in Ablagerungen des Ancylusseees scheint auf einen solchen Eintritt hinzuweisen. Das Gebiet der heutigen Verbindungsstrassen zwischen Ost- und Nordsee lag allerdings, wie der ganze Süden des Ostseebeckens, wahrscheinlich höher als gegenwärtig, schon auf der skandinavischen Halbinsel scheinen südlich von Kristianstad in Schonen keine Ancylusablagerungen mehr vorhanden zu sein (vgl. Munthe, Geol. För. Förh. 19. Bd. (1897) S. 125).

11. (42) Die Reste dieser Arten wurden auf der Insel in mit Ablagerungen des Ancylusseees bedeckten Torfmooren gefunden, vgl. vorzügl. SERNANDER, Studier öfv. d. gotl. veget. utveckl. S. 39—44, 77 bis 78, sowie ANDERSSON a. in Anm. 12 angef. O.

12. (42) Diese Art tritt hier (vgl. SERNANDER, a. a. O. S. 40—43, 77 und 109) zuerst in denjenigen Schichten der schon erwähnten Ablagerung von Göstafs im Kirchspiele Fröjel auf, welche Samen, Zapfen und vegetative Reste der Kiefer enthalten, welche sich also sicher zu einer Zeit gebildet haben, als dieser Baum in der Nähe der Ablagerung wuchs (vgl. S. 173—174). Da jedoch in der unteren, aus Gyttja (vgl. a. a. O.) bestehenden Abteilung dieser Schichten nur Rhizome von *Cladium*, aber nicht dessen Früchte gefunden wurden, während diese in dem darüberliegenden Torfe verbreitet sind, so schliesst ANDERSSON [Om några växtfossil från Gotland, Geol. För. Förh. 17. Bd. (1895) S. 35—52 (47)], dass *Cladium* nach dieser Oertlichkeit, und wahrscheinlich nach Gotland überhaupt, nicht gleichzeitig mit der Kiefer, sondern erst etwas nach dieser — „först något efter furen“ — gelangt sei. Im Gegensatze hierzu behauptet er aber in der wenig später erschienenen Sv. växtv. histor. (S. 40 [465]), dass *Cladium* bei Fröjel schon in den ältesten Schichten des Kieferlagers aufträte und gleichzeitig — „samtidigt“ —, mit der Kiefer nach Gotland gewandert sei. Er behauptet weiter, dass die Art damals ein ebenso kaltes Klima wie die Kiefer vertragen konnte, dass aber später entweder sie sich hinsichtlich ihrer klimatischen Bedürfnisse geändert habe, während die Kiefer sich ihre ursprünglichen Eigenschaften bewahrt habe, oder dass Arten eingewandert seien, welche sie verdrängt haben. Nach meiner Meinung verhält sich die Sache wesentlich anders. Dass die Früchte von *Cladium* bei Fröjel tief im Kieferlager gefunden wurden, ist meines Erachtens kein Beweis dafür, dass die Art schon bald nach der Ansiedlung der Kiefer auf Gotland hierhin eingewandert ist — dass beide Arten nicht gleichzeitig eingewandert sind, nimmt ANDERSSON in seiner zuerst erwähnten Abhandlung ja selbst an —; dies könnte nur dann behauptet werden, wenn feststände, dass die Kiefer sehr bald nach ihrer Ansiedlung auf Gotland nach Fröjel gelangt sei und dass dann ihre Reste sofort oder bald in die Ablagerung eingebettet seien. Unmöglich ist es freilich nicht, dass die

Einwanderung von *Cladium* bald nach derjenigen der Kiefer stattfand, denn es ist nicht ausgeschlossen, dass die Kiefer erst sehr spät, als das Klima des südlichen Skandinaviens schon recht warm war, nach der Insel Gotland gelangt ist. Dass erst in einem solchen Zeitabschnitte die Einwanderung von *Cladium* stattfinden konnte, unterliegt nach meiner Meinung keinem Zweifel.

13. (42) Diese Art besass im letzten Abschnitte der ersten kühlen Periode sowie im ersten Abschnitte der zweiten heissen Periode in Skandinavien bis nach Norrland eine weite Verbreitung, wie ihr häufiges Vorkommen in den aus jener Zeit stammenden Ablagerungen erkennen lässt; auch *Cladium* war damals recht weit verbreitet; vgl. die Zusammenstellung der Funde bei Andersson, Sv. växtv. hist. S. 108.

14. (42) *Cladium Mariscus* wächst (nach Hartman, Handbok i Skand. Flora 11. Aufl. 1. T. 1879) in Norwegen bei Christianssand, in Schweden an einer unbedeutenden Anzahl Stellen nach Norden bis Bohuslän (Oroust), Westergötland, Nerike und Gestrikland (weit nach N vorgeschobenes Vorkommen) sowie auf Oeland und Gotland; *Carex Pseudocyperus* wächst an einer Anzahl Stellen im südlichen Norwegen, in Schweden bis Bohuslän, Westergötland, Nerike, Westmanland und Gestrikland sowie auf Oeland und Gotland — in Finnland geht die Art nach Norden nur bis zum südlichen Teile von Tawastehus [nach Saelan, Kihlman, Hjelt, Herbarium musei fennici 2. Aufl. I (1889)]. Am weitesten im Norden kommt *Iris Pseudacorus* vor; sie wächst [nach Hartman's Handbok 12. Aufl. 1. Heft (1889)] in Norwegen noch auf den Lofoten, in Schweden noch bei Haparanda und in Finnland noch in Nord-Oesterbotten.

15. (43) Vgl. auch Sernander, Studier öfv. d. gotl. veget. utveckl. S. 78 sowie Några ord med anledning af Gunnar Andersson, Svenska växtvärldens historia, Bot. Not. 1896 S. 114—128 (124). Schon zur Zeit, als sich die Arten, vorzüglich die beiden zuerst genannten, auf Gotland ansiedelten, muss hier ein recht warmes Klima geherrscht haben, denn alle drei können natürlich nur sprungweise eingewandert sein, und es ist wenig wahrscheinlich, dass von jeder Art mehr als einige wenige Früchte oder Samen nach Gotland gelangt sind. Diese würden sich aber schwerlich unter der Herrschaft eines für die Arten ungünstigen Klimas zwischen den vorhandenen diesem Klima angepassten Gewächsen

zu normalen Individuen, welche sich zu vermehren vermochten, haben entwickeln können. Die grossen und schweren Samen der *Iris* können wohl nur durch Strömungen an der Oberfläche des Ancylusseees, oder auch im Winter durch den Wind über die Eisdecke des Seees, nach der Insel geführt worden sein; die Früchte der beiden Cyperaceen sind wohl durch Vögel, und zwar diejenigen von *Carex Pseudocyperus* im Gefieder, diejenigen von *Cladium* durch nasse zähe Bodenmasse an den Vogelkörper angeheftet, nach Gotland verschleppt worden.

16. (43) Dies nimmt De Geer, Om Skand. geogr. utveckl. S. 118 an.

17. (43) Dies war wohl früher die Ansicht Munthe's (vgl. Studier S. 107 sowie De yngsta skedena S. 15). Als eine Folge der Aufstauung des Seewassers sah er den Durchbruch der Belte und des Oeresundes an. Neuerdings jedoch [Preliminary report on the physical geography of the Litorina-Sea, Bull. of the geol. Inst. of the University of Upsala 2. Bd. 1894—1895 (1896) S. 1—38 (38)] glaubt er, dass die Transgression „due to upheaval of land in the central and subsidence in the southern portions of the Baltic district". Auch seine Ansicht über die Bildung der Verbindungsstrassen hat er, wie bereits im vorigen Abschnitte (S. 169) gesagt wurde, wesentlich geändert.

18. (43) Anderer Ansicht ist allerdings Sernander [Bull. of the geol. Inst. of the University of Upsala 4. Bd. 1. Teil 1898 (1899). The Students' association of natural science. Upsala. Geol. and phys.-geogr. division, Meeting April 15 1898 (S. 127—128)]. Der Bau der Moore der südostnorwegischen Küstengegenden, in denen in einer Höhe zwischen 47 und 110 m. ü. M. keine älteren als boreale Schichten gefunden wurden (siehe Blytt, Om de fytogeogr. og fytopalaeont. grunde u. s. w. S. 40—41), spricht sehr für eine mit der Ancylussenkung des Ostseegebietes gleichzeitige Senkung Norwegens, also für eine allgemeine Senkung der Halbinsel.

19. (43) Diese Periode der Senkung entspricht wahrscheinlich der infraborealen Periode Blytt's — d. h. der letzten der drei Perioden, in welche er in späterer Zeit seine ursprüngliche subarktische Periode zerlegte (vgl. z. B. dessen Abhandlung: Zur Geschichte der Nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora S. 10) —, in welcher sich die infraboreale Torfschicht bildete. Blytt verlegt allerdings die erneute Eisausdehnung auf der Halbinsel in die erste der drei Perioden,

in welche er seine subarktische Periode später einteilte, in die subglaciale Periode (vgl. Ueber zwei Kalktuffbildungen u. s. w. S. 40). Vielleicht stammt aus der infraborealen Periode die obere Tuffbank in Gudbrandsdalen, deren Bildung Blytt (a. a. O.), wohl hauptsächlich auf Grund der meines Erachtens fehlerhaften Bestimmung eines Birkenblattes sowie unrichtiger Beurteilung der Einwanderung von *Cotoneaster integerrima Med.*, in die atlantische Periode verlegt. Das Häufigerwerden der Reste von *Betula odorata Bechst.* in der Mitte dieser hauptsächlich Kieferreste einschliessenden Bank deutet meines Erachtens auf ein Kühler- und Feuchterwerden des Klimas hin. Der Bildung der oberen Tuffbank ging offenbar eine trockene Periode voraus — die subarktische Periode Blytt's, der zweite Abschnitt seiner ursprünglichen subarktischen Periode —, in welcher Skandinavien, und damit sein Gebirge, wohl anstieg, und infolgedessen die Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe in tiefere Lagen hinabstiegen. In den unteren Lagen der dünnen Tuffschicht, welche sich in dieser Periode bildete — Blytt verlegt ihre Bildung in die boreale Periode —, kommen nur Reste von Formen der soeben erwähnten Untergruppe, in ihrer oberen Lage daneben aber auch solche der Kiefer — und von *Cotoneaster* — vor. Die Kiefer wanderte offenbar damals in die Gegend ein; wahrscheinlich senkte sich das Gebirge zu dieser Zeit bereits wieder. Der die dünne Tuffschicht überlagernde Kalklehm ist wohl in einem sehr feuchten Zeitabschnitte (im Beginne der infraborealen Periode) gebildet. Blytt hält ihn für ein Gebilde einer trockenen Periode. Die untere Tuffbank enthält vorzüglich Reste von *Betula odorata Bechst.* und *Populus tremula L.*, aber nicht solche von *Pinus silvestris L.* (die Angabe des Vorkommens von Blättern der *Alnus incana DC.* beruht wohl auf falscher Bestimmung); sie wurde wohl in der subglacialen Periode Blytt's, in welcher die Kiefer offenbar noch nicht im stande war, bis in die niederen Teile von Gudbrandsdalen vorzudringen, gebildet. Blytt verlegt ihre Bildung in die infraboreale Periode.

20. (44) Vgl. darüber das in den folgenden Kapiteln gesagte.

21. (45) Wie die trockenen Perioden, die Perioden der Hebung der britischen Inseln und Skandinaviens, so begannen wohl auch die feuchten Perioden, die Perioden der Senkung dieser Länder, mit einer

Zunahme der Temperatur, und zwar begannen die trockenen Perioden mit einer Zunahme der Sommer- und Wintertemperatur, die feuchten, vielleicht, wie oben bemerkt wurde, mit Ausnahme der grössten, nur mit einer solchen der Wintertemperatur. In den trockenen Perioden wurde allmählich, wahrscheinlich infolge der fortschreitenden Erhebung des nordwestlichen Europas, durch welche immer weitere Strecken des Meeresbodens trocken gelegt wurden, das warme Wasser des Golfstromes immer mehr nach Westen abgedrängt wurde und das Eindringen warmer, feuchter Seewinde in die östlicheren Gegenden des Kontinentes immer mehr erschwert wurde, das Klima immer kontinentaler — vorzüglich wurden die Winter immer kälter —, bis es endlich — so wahrscheinlich auch in der vorher besprochenen ersten heissen Periode — in Mitteleuropa einen ostsibirischen Charakter besass. In den feuchten Perioden drangen infolge der fortschreitenden Senkung des Nordwestens das warme Wasser des Golfstromes und feuchte, warme Seewinde immer tiefer in den Kontinent ein. Infolgedessen wuchs die Eisbedeckung der Hochgebirge, zu deren Fortschmelzen die Sommerwärme nicht ausreichte, immer mehr, und damit nahm nicht nur die Sommerwärme, sondern auch die ursprünglich erhöhte Winterwärme, und zwar letztere langsamer als erstere, ab, bis endlich Verhältnisse entstanden, wie sie im ersten Abschnitte besprochen wurden. Jede trockene und jede feuchte Periode zerfällt in drei Abschnitte. Und zwar besitzt die trockene Periode einen ersten und einen letzten Abschnitt, in welchen die Sommer und Winter wärmer und anfänglich bezw. zum Schlusse — wohl längere Zeit — nicht oder nicht wesentlich trockener als in der Jetztzeit sind, und einen mittleren extrem kontinentalen Abschnitt. Die feuchte Periode besitzt einen ersten und einen letzten Abschnitt, in welchen die Niederschläge bedeutender und die Wintertemperatur höher als in der Jetztzeit sind, die Sommertemperatur aber anfänglich schon etwas unbedeutender oder nur ebenso bedeutend wie gegenwärtig ist und immer mehr sinkt, oder, und zwar in den grössten Perioden, anfänglich vielleicht etwas bedeutender als in der Gegenwart ist, und einen mittleren Abschnitt, dessen Sommertemperatur mehr oder weniger derjenigen der Jetztzeit nachsteht, dessen Wintertemperatur aber entweder bedeutender als die gegenwärtige ist oder auch mehr oder weniger hinter dieser zurückbleibt.

22. (45) Ich nahm auch schon früher das Vorhandensein eines solchen Zeitabschnittes am Ausgange der kalten Periode an, ohne ihn aber mit der Ancylussenkung in Verbindung zu bringen; vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 244 [16].

23. (45) Auch durch die Vergrösserung der Gletscher wurden die Gebiete mancher Formen bedeutend verändert. Wahrscheinlich ist auf diese Vergrösserung die eigentümliche Verbreitung der Formen der ersten Untergruppe in den durch von Blytt als Randmoränen angesehene „Seter" ausgezeichneten Thälern Norwegens, sowie deren hauptsächliches Vorkommen in den seterlosen Thälern zurückzuführen; vgl. Blytt, Ueber zwei Kalktuffbildungen u. s. w. S. 34 u. f. (Auf die von derjenigen Blytt's abweichenden Ansichten über die Bildung der Seter will ich hier nicht eingehen.)

24. (46) Vielleicht ging die negative Verschiebung der Strandlinie im wesentlichen bis zur Isobathe von 60 m, welche isolierte Mulden auf dem Grunde des Beckens umschreibt. Bezügl. der Tiefenverhältnisse der Ostsee vgl. Ackermann, Beiträge zur physischen Geographie der Ostsee 1883, S. 13 u. f. sowie die Tiefenkarte.

25. (46) Bezüglich dieser Bezeichnung vgl. Ackermann, a. a. O. S. 19, Anm. 1 sowie Fr. Hahn, Schweden und Norwegen in Alf. Kirchhoff's Länderkunde von Europa 2. T. 1. Hälfte S. 307 u. f. (310).

26. (48) Dies nimmt auch Geikie (vgl. Great Ice Age 3. Aufl. Taf. XII) an, während er an eine gleichzeitige Verkleinerung der Ostsee bezw. des Ancylusseees nicht zu denken scheint. Auch Sernander (D. skand. växtv. utv. S. 18) ist der Meinung, dass gegen Schluss der Ancyluszeit ein grosser Teil des Nordseebeckens trocken lag. Dagegen spricht er sich ganz bestimmt gegen die Annahme einer bedeutenden Verkleinerung des Ancylusseees aus (vgl. auch das weiter unten gesagte). Auch Munthe war früher der letzteren Ansicht, hält aber neuerdings eine Verkleinerung des Ancylusseees, welche zur Verbindung Gotlands mit dem Festlande führte, für wahrscheinlich (Bull. of the geol. Inst. of the University of Upsala 4. Bd. 1. Teil 1898 (1899). The Students' association of nat. science. Upsala. Geol. and physic.-geogr. division, Meeting Febr. 18 1898 (S. 126). De Geer sprach sich früher bestimmt für eine bedeutende Verkleinerung des Ancylusseees aus [vgl. Om Skandinaviens nivå-

förändringar under qvartärperioden, Geol. För. Förh. 10. (1888) und 12. Bd. (1890), auch in Sveriges geol. undersökning Ser. C. No. 98 (S. 63)], durch welche zwischen dem Süden von Gotland und Oeland sowie in der Gegend der Stolper-Bank eine Reihe von Inseln, und bei den Ålands-Inseln und den Quarken mehr oder minder zusammenhängende Landbrücken über die Ostsee entstanden seien. In seiner Schrift: Om Skandinaviens geogr. utveckling efter istiden (S. 119) lässt er jedoch das Mass der Landerhebung unentschieden.

27. (48) Aus der heissen Periode, wahrscheinlich meist aus ihrem ersten milderen Abschnitte, stammt wohl auch die Mehrzahl der Eichenreste, welche an verschiedenen Stellen des Ostseebeckens, z. T. in recht bedeutender Tiefe unter dem Ostseespiegel, gefunden wurden.

28. (48) Wahrscheinlich standen aber nicht alle Seeen miteinander in Verbindung; einzelne besassen wahrscheinlich keinen Abfluss. Das Wasser derselben wurde infolgedessen allmählich reich an Kochsalz.

29. (49) Nach einigen Autoren soll allerdings die mit diesem Namen bezeichnete Pflanze Gotlands nicht die Art des südöstlichen Europas, sondern nur eine schmalblättrige Varietät von *Inula salicina L.* sein; vgl. Johansson, Hufvuddragen af Gotlands växttopografi och växtgeografi, Kgl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Neue Folge, 29. Bd. No. 1 (1897) S. 118, sowie Lagerheim, Bidrag till Gotlands flora, Bot. Not. 1882, S. 6—9 (6). Dagegen behauptet Areschoug (a. a. O. S. 15, vgl. auch Nyman, Conspectus florae europaeae (1878—1882) S. 392), dass die gotländischen Exemplare vollständig mit solchen aus Südeuropa übereinstimmen. Es scheint mir also die Möglichkeit nicht ausgeschlossen zu sein, dass die echte Pflanze Linné's auf Gotland vorkommt, und dass die *I. salicina* nahestehenden Individuen dieser Insel Bastarde zwischen ihr und dieser letzten Art sind.

30. (49) Das Pericarp von *Adonis* ist so fest, dass es vielleicht der Verdauung aller nicht körnerfressender Vögel widersteht, doch werden die Früchtchen dieser Art — wenn überhaupt — wohl nur von Vögeln gefressen, welche sie verdauen und dadurch die Samen zerstören.

31. (49) Die Winter müssen während der Klimax der Periode so kalt gewesen sein, dass sich der Ancylussee, wenn er vorhanden gewesen wäre, regelmässig mit Eis bedeckt haben würde.

32. (50) *Inula ensifolia* wächst in Mitteleuropa ausserhalb der skandinavischen Halbinsel nur im Donaugebiete, und zwar in Mähren, Nieder- und Oberösterreich und in Bayern bei Deggendorf, sowie im Weichselgebiete in Galizien und Polen (im Norden noch bei Warschau); *Ranunculus illyricus* fehlt westlich vom Elbegebiete, die übrigen Arten treten westlich von diesem nur an recht wenigen Stellen auf. Die Verbreitung von *Adonis* und *Lactuca* habe ich in der Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 342 [114] u. f. sowie 397 [169] u. f., diejenige von *Oxytropis* in der Entwickl. d. ph. Pflzdecke d. Saalebezirkes S. 66 u. f. ausführlich behandelt. In ersterer Schrift finden sich auch über die Verbreitung der beiden anderen Arten, vorz. über diejenige von *Ranunculus illyricus* (vgl. auch Grundzüge u. s. w. S. 63), nähere Angaben.

33. (50) Ich vermag somit Sernander nicht beizupflichten, welcher [Studier öfv. d. gotl. veget. utv. S. 5, 12, 111—112 sowie Några ord med anledning af Gunnar Andersson, Svenska växtvärldens historia, Bot. Not. 1896 S. 114—128 (118—119, 121)] annimmt, dass diese wie die übrigen Formen der zweiten und dritten Gruppe nach Gotland vom Festlande durch sprungweise Wanderung, und zwar hauptsächlich dadurch, dass ihre Keime durch die Fluthen nach der Insel hinübergeschwemmt wurden, über den Ancylussee gelangt seien, welcher damals — im letzten Abschnitte der Ancylusperiode — nicht wesentlich schmäler als die jetzige Ostsee gewesen sei. Zwischen dem in seinem Umfange wenig vergrösserten Gotland und der deutschen Küste lag nach seiner Meinung höchstens eine Reihe Inseln an Stelle der Mittel- und der Stolperbank (vgl. auch De Geer, Om Skand. nivåförändringar, a. a. O. S. 63). Sernander hat es unterlassen, für die einzelnen Arten die Möglichkeit einer sprungweisen Einwanderung näher zu begründen und hat ausserdem keine Gründe beigebracht, welche gegen die Existenz ausgedehnter Landverbindungen zwischen Skandinavien und den Nachbarländern zur Zeit der Einwanderung der Formen der dritten und vorzüglich der zweiten Gruppe sprechen. Wenn er die Art der Verbreitung der Formen der zweiten Gruppe im südlicheren Teile Mitteleuropas ins Auge gefasst hätte, so würde er erkannt haben, ein wie trockenes Klima in Europa während deren Ausbreitung geherrscht haben muss, wie bedeutende Wassermassen das Ostseebecken

damals also durch Verdunstung verloren haben muss und wie gering die diesem durch seine Zuflüsse, vorzüglich durch die aus dem Osten und Südosten kommenden, zugeführten Wassermassen gewesen sein müssen. Durch die der Austrocknung des Ancylusseees vorausgehende Hebung wurde der Umfang Gotlands wohl nur unbedeutend vergrössert; vielleicht ist die unter dem Seespiegel liegende Strandterrasse (vgl. LINDSTRÖM, Om postglaciala sänkningar af Gotland, Geol. För. Förh. 8. Bd. (1886) 251—281 (260—263)] während dieser Hebung entstanden. Dass sie nur von wenigen Wasserrissen durchschnitten ist (vgl. LINDSTRÖM, a. a. O. und SERNANDER, Studier öfv. d. gotl. veg. utv., a. a. O. S. 11), ist wohl eine Folge davon, dass zur Zeit ihres Entstehens die (auch heute während des Sommers sehr wasserarmen) Ströme Gotlands sehr wasserarm waren und allmählich zum grössten Teile periodisch oder dauernd austrockneten. Anders als bei diesen Formen liegt die Sache bei den Formen der übrigen Gruppen; hinsichtlich dieser stimme ich SERNANDER's Widerspruch gegen ANDERSSON's — sowie anderer skandinavischer Pflanzengeographen, z. B. BLYTT's und HULT's — Annahme einer ausschliesslichen schrittweisen Wanderung vollständig bei.

Die gleichen Ansichten bezüglich der Wanderung der Gewächse nach Gotland wie SERNANDER vertritt JOHANSSON (a. a. O. S. 88—90). Ich stimme diesem darin bei, dass, wie oben dargelegt wurde, Gotland nicht direkt mit dem Silurgebiete Estlands, Nord-Livlands und der zugehörigen Inseln verbunden war — möglicher Weise bestanden aber eine oder mehrere Brücken über den Finnischen Meerbusen, sodass Arten vom Silurgebiete nach Südfinnland und von dort über die Süd-Ålandsbrücke nach der nordgotländischen Brücke wandern konnten, also ohne die Halbinsel zu berühren nach Gotland zu gelangen vermochten —, muss ihm aber widersprechen, wenn er auf das Fehlen einer ehemaligen Landverbindung zwischen beiden Gebieten aus dem Umstande schliesst, dass so wenige Westgrenzen über Gotland verlaufen. Auch wenn eine direkte Verbindung Gotlands mit dem Osten bestanden hätte, würde die Anzahl der Westgrenzen wohl nicht grösser sein, denn es sind nach dem russischen Silurgebiete zweifellos nicht mehr und wohl auch nicht andere zur Durchwanderung des Ostseebeckens geeignete Formen als nach den Ausgangspunkten der Mittelbank- und der Süd-Ålandsbrücke gelangt; es würde also, wenn eine direkte Verbindung vorhanden

gewesen wäre, die heutige Flora Gotlands wohl kaum eine andere Zusammensetzung besitzen als sie thatsächlich besitzt.

34. (51) Ackermann, a. a. O. S. 23—24.

35. (51) Hierbei wird, wie bereits gesagt wurde, immer vorausgesetzt, dass sich die Niveauverhältnisse damals in derselben Weise wie heute geändert haben.

36. (51) Wahrscheinlich erhielten sich zusammenhängende oder fast zusammenhängende Uferwälder sehr lange, vielleicht während eines grossen Teiles des heissesten Abschnittes (vgl. S. 93).

37. (52) Im Elbegebiete geht sie bis Dessau, Barby, Stassfurt, Egeln, Halberstadt und bis zum Bodethale im Harze; im Wesergebiete wächst sie nur bei Eschwege, im Rheingebiete nur im Main-Wettergebiete bei Butzbach; westlich vom Rheine fehlt sie vollständig.

38. (52) Vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 398—400 [S. 170—172].

39. (52) *Gypsophila* wächst auf Gotland allerdings auch am Strande: *var. arenaria* [vgl. z. B. Zetterstedt, Bot. exkursioner på Gotland 1872, Bot. Not. 1874 S. 133 u. f. (134)]. Es ist somit eine sprungweise Einwanderung derselben durch Vermittlung von Schwimm- oder Watvögeln doch wohl nicht vollständig ausgeschlossen.

40. (53) *Pulsatilla patens* kann nach Skandinavien sogar schon vor der heissen Periode, in der kalten Periode, gelangt sein und sich dort später an höhere Wärme angepasst haben; sie würde in diesem Falle also zu der Gruppe von Arten gehören, welche im folgenden (S. 57 u. f.) besprochen werden. Johansson scheint (a. a. O. S. 85) an eine solche Einwanderungszeit zu denken, Sernander jedoch (Studier öfv. d. gotl. veg. utv. S. 82) erklärt die Art für einen borealen Einwanderer. Areschoug (a. a. O.) rechnet sie zu den Formen seiner Altai-Flora.

41. (54) Ob spontan? vgl. Johansson a. a. O. S. 38 u. 189.

42. (54) Wenigstens finde ich in den mir zur Verfügung stehenden floristischen Schriften keine Angabe über ein solches Vorkommen.

43. (54) In Russland reicht ihre Verbreitung nach Norden bis zum Gouv. Wologda, nach Nordwesten bis zum südwestlichen Finnland und den Ostseeprovinzen, in welchen sie nach Lehmann in Livland — fraglich — und Kurland vorkommt. In Mitteleuropa ist sie auf

Böhmen, Mähren und Niederösterreich beschränkt, und es ist ganz unwahrscheinlich, dass sie aus Ungarn durch Mitteleuropa nach Skandinavien gewandert ist und sich später ausser in diesem Lande nur im südlichen Teile Mitteleuropas erhalten hat.

44. (54) Diese Periode wird weiter unten eingehend behandelt werden.

45. (54) Es ist jedoch nicht undenkbar, dass sie sich gleichzeitig an mehreren Oertlichkeiten erhalten und dieselbe Anpassung erworben hat. Im folgenden werden wir noch mehrere Arten kennen lernen, bei denen dies sicher oder sehr wahrscheinlich der Fall ist.

46. (55) Vgl. hierzu Bot. Notiser 1898 S. 223 u. 1899 S. 49.

47. (55) Nach Medelpad ist die Art wohl nur mit Ballast eingeschleppt, vgl. Bot. Notiser 1888 S. 40, 102 u. 237.

48. (55) Nach Ascherson und Gräbner, Flora des nordostdeutschen Flachlandes (1898—1899) S. 304, hier möglicher Weise nicht spontan, nach Grantzow, Flora der Uckermark (1880) S. 31, und Krause, Mecklenburgische Flora (1893) S. 79 (vgl. auch Boll, Flora von Meklenburg (1860) S. 222), aber in Kiefernwäldern, also doch wohl spontan.

49. (55) Spribille (Verzeichnis der in den Kreisen Inowrazlaw und Strelno bisher beobachteten Gefässpflanzen mit Standortsangaben, II., wiss. Beilage d. Progr. d. kgl. Gymn. z. Inowrazlaw Ostern 1889 (1889) S. 15) hält sie nur für eingeschleppt, Pfuhl [Die bisher in d. Prov. Posen nachgewiesenen Gefässpflanzen, Nat. Verein d. Prov. Posen, Zeitschr. d. bot. Abt. 3. Jahrg. 1. Heft (1896) S. 1 u. f. (11)] sowie Ascherson und Gräbner (a. a. O. S. 364) dagegen scheinen sie für spontan anzusehen.

50. (56) Das Vorkommen auf Gotland war wohl nicht spontan, vgl. Johansson, a. a. O. S. 208.

51. (56) Erikson, Studier öfver sandfloran i östra Skåne, Bihang till kgl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar 22. Bd. 3. Abt. No. 3 (1896) S. 9—10, hebt bei der Besprechung der Einwanderung von *Dianthus* und *Astragalus* in Schonen hervor, dass eine Landverbindung zwischen Schonen und Deutschland in postglacialer Zeit nicht bewiesen sei.

52. (56) *Dianthus* wächst noch gegenwärtig im südlicheren Finnland.

53. (56) Hartman (Handb. i Sk. Flora 11. Aufl. 1. T. (1879) S. 212) und mehrere andere bezweifeln die Spontaneität, während diese von Areschoug (a. a. O. S. 25), wie mir scheint durchaus mit Recht, behauptet wird.

54. (57) Nach Andersson (Några ord om Linnés Stipa pennata, Bot. Not. 1885 S. 101—102) wurden in Westergötland merkwürdiger Weise zwei von den Formen, aus welchen Linnés *St. pennata* besteht, beobachtet: *St. Tirsa Stev.* (Åsaka) und *St. Joannis Čel.* [Dala und Segerstad [Hvaltorps kyrka]).

55. (57) Ob hier wirklich spontan?, vgl. S. 128.

56. (57) *Stipa pennata* kann von Vögeln wohl nur über kurze Strecken verschleppt werden. Säugetiere, in deren Pelz sich ihre Früchte fest einbohren können, und welche weite Wanderungen unternehmen, lebten damals aber in diesen Gegenden — und wohl überhaupt in ganz Mitteleuropa — nicht; vgl. S. 128.

57. (57) *Carex obtusata* wächst auf Oeland, und zwar in recht weiter Verbreitung [vgl. Sjöstrand, Enumeratio plantarum, in Ölandia sponte nascentium, Nova acta reg. soc. scient. Upsaliensis 14. Bd. (1850) S. 455—516 (512)], sowie bei Åhus in Schonen [vgl. Neuman, Botaniska anteckningar under sommaren 1886, Bot. Not. 1887, S. 1—31 (21)], wo sie (vgl. Thedenius, Bot. Not. 1889 S. 69) auf dem Sandlande eine bedeutende Verbreitung besitzt; *Potentilla fruticosa* wächst nur auf Oeland, hier aber in weiter Verbreitung (vgl. Sjöstrand, a. a. O. S. 495 sowie Hemmendorff, Om Ölands vegetation några utvecklingshistoriska bidrag, Akad. Afhandling (1897) vorz. S. 19, 23 u. f., 31); *Artemisia laciniata* ist ebenfalls auf Oeland beschränkt, hier aber recht verbreitet (Sjöstrand, a. a. O. S. 463, Hemmendorff, a. a. O. S. 27), während *A. rupestris* sowohl auf dieser Insel als auch auf Gotland (mit Fårö, Lilla und Stora Karlsö), und zwar auf beiden in weiter Verbreitung, vorkommt (vgl. Sjöstrand, a. a. O., Hemmendorff, a. a. O. S. 27 u. 31 sowie Johansson, a. a. O. S. 115).

58. (57) *Carex obtusata* wächst in Europa ausser in Skandinavien im östlichen Russland nach Westen bis zum Gouv. Moskau [vgl. Allg. bot. Zeitschr. 3. Jahrg. (1897) S. 177 und 4. Jahrg. (1898) S. 90—91], bei Leipzig (Bienitz) sowie im Havelgebiete bei Friesack (Rhinsberg bei Landin) und Rhinow (Gollenberg bei Stollen: Deutsche bot. Monatsschr.

18. Jahrg. (1900) S. 111, erst nach Druck des Textes erschienen). *Potentilla fruticosa* wächst in Europa ausser auf Oeland, in Kurland und Estland sowie im östlichen Russland nach Norden und Nordwesten [nach v. HERDER, Die Flora d. europäischen Russlands, ENGLER's Jahrb. 14. Bd. (1891) S. 1 u. f. (46)] bis zu den Gouv. Wologda, Wladimir, Twer, Moskau, Rjäsan, Tula (hier aber nach ZINGER, Bull. d. la Soc. imp. des naturalistes d. Moscou 1881 S. 320, nur verwildert) und Tambow; ausserdem kommt sie in mehr oder weniger abweichender Anpassung vor: auf den britischen Inseln, und zwar im nordw. York, in Westmoreland, Durham und Cumberland im nördlichen England (im südlichen Schottland nach WATSON, Cybele britannica 1. Bd. (1847) S. 341, wahrscheinlich nur angepflanzt) sowie im westl. Irland in Clare und Galway, in den Pyrenäen sowie in den Seealpen und in deren Nähe bei Turin (Venaria) (vergl. PARLATORE, Flora italiana, cont. da CARUEL 10. Bd. (1894) S. 59). Vielleicht war auch ihr Vorkommen bei Wemding im bayrischen Wörnitzgebiete, wo sie [vgl. SCHNIZLEIN, Ueber einige Pflanzen, welche f. Bayern im Allgemeinen und besonders im Ries neu aufgefunden wurden, Flora 37. Jahrg. (1854) S. 561 u. f. (563)] allerdings nur in einem Individuum auf sumpfigem lockerem Lehmboden in Gesellschaft von *Iris sibirica L., Thalictrum flavum L., Polemonium coeruleum L., Veronica longifolia L.* und *Pedicularis Sceptrum L.* gefunden wurde, ein spontanes; PRANTL (Exkursionsfl. f. d. Kgr. Bayern (1884) S. 341) führt es freilich auf Verwilderung zurück. *Artemisia laciniata* wächst ausserhalb Skandinaviens in Europa im Saalegebiete in der Umgebung von Stassfurt und bei Artern, bei Lassee in Niederösterreich sowie (nach v. HERDER, a. a. O. S. 70/71) in den russischen Gouv. Rjäsan, Tambow, Saratow, Orenburg, Ufa und Perm; *A. rupestris* wächst in denselben Gegenden des Saalegebietes, in Kurland, Livland und Estland sowie (nach v. HERDER, a. a. O.) in den russ. Gouv. Saratow, Ufa und Orenburg (die MEYER'sche Angabe ihres Vorkommens bei Dannenberg im Wendlande ist später nicht bestätigt worden, vgl. NÖLDEKE, Flora d. Fürstentums Lüneburg u. s. w. (1890) S. 240).

59. (57) Vielleicht können jedoch die Früchte der beiden *Artemisia*-Arten im nassen Zustande dem Tierkörper anhaften, wie dies für die Früchte anderer *Artemisia*-Arten festgestellt wurde (vgl. KERNER, Pflanzenleben 2. Bd. 2. Aufl. (1898) S. 622). Ich habe

bis jetzt noch keine reifen Früchte der beiden *Artemisia*-Arten, deren Früchte bei uns vielleicht nicht zur Reife gelangen, gesehen.

60. (58) Die *Artemisia*-Arten wachsen im Saalegebiete allerdings zum Teil an solchen Stellen.

61. (59) Doch besitzt *Jurinea cyanoides (DC.)*, welche auch in einer Anzahl recht weit auseinander liegender Gegenden des westlicheren Mitteleuropas vorkommt, annähernd so grosse Lücken. Auch *Stipa capillata L.* und *St. pennata L.* besitzen grosse Lücken; die in Mitteleuropa wachsenden Individuen dieser beiden Arten sind aber wohl nicht oder nur zu einem sehr geringen Teile Nachkommen von Einwanderern aus dem Osten. Sehr weite Lücken besitzen auch die drei wahrscheinlich aus dem Rhonegebiete in Mitteleuropa eingewanderten Arten: *Kochia arenaria Rth.*, *Herniaria incana Lam.* und *Onosma arenarium W. K.*, vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 375 [147].

62. (59) *Potentilla fruticosa* in Skandinavien und in den russ. Ostseeprovinzen, *Carex obtusata* in Skandinavien, im Havelgebiete sowie in der Umgebung von Leipzig, *Artemisia laciniata* in Skandinavien, im Saalegebiete sowie in Niederösterreich, *A. rupestris* in Skandinavien, in den russ. Ostseeprovinzen und im Saalegebiete.

63. (59) Auch *Jurinea* hat sich in mehreren Gegenden erhalten.

64. (60) Ueber das Auftreten auf Oeland vgl. Hemmendorff, a. a. O. S. 27 u. 31 u. Sjöstrand, a. a. O. S. 459—460 u. 463 (über *A. rupestris* sagt dieser: „locis siccissimis in Alfvaren crescens"), über das Auftreten auf Gotland vgl. Johansson, a. a. O. S. 48, 50 u. 115; *A. rupestris* wächst hier auch auf steinigen Strandwiesen, vorzüglich aber auf Felsboden, doch auch auf diesem hauptsächlich in der Nähe der See: „En vidsträcktare utbredning hafva däremot flera arter, som följa strandklipporna, men undvika de inre delarna af ön, t. ex. *A. rupestris*". Dies Vorkommen beruht aber wohl nicht auf einer Abhängigkeit von der Nähe der See. In den Ostseeprovinzen wächst *A. rupestris* nach Schmidt, Flora des silurischen Bodens von Ehstland, Nord-Livland und Oesel, Archiv f. d. Naturkunde Liv-, Ehst- und Kurlands, 2. Ser. 1. Bd. (1859) S. 149—260 (219): auf dürren Kalksteinflächen in der Nähe des Meeres, nach v. Sass, Die Phanerogamen-Flora Oesels und der benachbarten Eilande, ebendas. 2. Bd. (1860) S. 575—656 (587):

auf sonnigen Anhöhen; nach KLINGE, Flora v. Est-, Liv- und Curland (1882) S. 301, kommt sie hier freilich an trockenen salzhaltigen Orten und Wegrändern vor.

65. (60) Ueber die Art des Vorkommens von *Artemisia laciniata* in Niederösterreich scheint nichts näheres bekannt zu sein.

66. (60) Aber nicht schon in der ersten kühlen Periode, in welcher die meisten Halophyten in das mitteleuropäische Binnenland eingewandert sind und sich in ihm ausgebreitet haben, vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke d. Saalebezirkes S. 80—82.

67. (60) Man könnte jedoch auch annehmen, dass die Erhaltung nur an einer Oertlichkeit stattgefunden hat, und dass sich die Art in der zweiten heissen Periode von der einen nach der anderen Oertlichkeit ausgebreitet hat, denn es ist nicht undenkbar, dass in dieser Periode der Kalmarsund, wenigstens teilweise, wieder trocken lag (vgl. S. 134). Als Ort der Erhaltung würde Oeland anzusehen sein, wo die Art (nach SJÖSTRAND, a. a. O. S. 460 u. 512 und HEMMENDORFF, a. a. O. S. 31) eine recht verschiedenartige Anpassung an den Boden besitzt, während sie in Schonen (nach NEUMAN u. THEDENIUS, a. a. O., sowie nach ERIKSON, Studier öfver sandfloran i östra Skåne, Bih. t. k. Sv. Vet.-Ak. Handlingar 22. Bd. 3. Abt. No. 3 (1896) S. 8) nur auf Sandboden zu wachsen scheint.

68. (61) Die beiden *Artemisia*-Arten gehen noch gegenwärtig im Waldgebiete Sibiriens weit nach Norden, so kommen beide z. B. noch in der Umgebung von Wiluisk im Lenagebiete vor (vgl. MEINSHAUSEN, Nachrichten über das Wilui-Gebiet in Ostsibirien, Beiträge z. Kenntniss d. russ. Reiches, 26. Bdchen (1871) S. 177 u. 178), im waldlosen Gebiete des Nordens scheint aber nur noch die *Var. latifolia* der *Art. laciniata (A. latifolia Led.)*, und zwar an der Küste der Tschuktschen-Halbinsel, vorzukommen (vgl. KJELLMAN, Die Phanerogamen-Flora an der asiat. Küste der Berings-Strasse, in NORDENSKIÖLD, Die wissensch. Ergebnisse d. Vega-Expedition, Deutsch. Ausg. 1. Bd. (1883) S. 316, sowie FR. KURTZ in ENGLER's Jahrb. 19. Bd. (1894) S. 465). Die beiden anderen Arten scheinen noch an einer grösseren Anzahl Oertlichkeiten zu wachsen, deren Klima sich demjenigen ihrer Ursprungsstätten nähert.

69. (61) Auch HEMMENDORFF, a. a. O. S. 5—6 sowie 50, hält (wohl nach KJELLMAN, Skandinaviska fanerogamflorans utvecklings-

historiska element. Öfvertryck efter offentliga föreläsningar (1886), welche Schrift mir leider nicht zur Verfügung stand), *Carex obtusata* und *Potentilla fruticosa* für „Glacialgewächse", während er (S. 9) die beiden *Artemisia*-Arten für Steppengewächse ansieht. Als Steppengewächse werden diese beiden auch von manchen anderen Forschern, z. B. von ENGLER (Versuch einer Entwicklungsgeschichte d. Pflanzenwelt 1. Teil (1879) S. 189) und ASCHERSON (Verhandlungen d. bot. Vereins d. Prov. Brandenburg, 35. Jahrg. (1894) S. XIV) betrachtet. ARESCHOUG (a. a. O. S. 83/84) rechnet alle vier Arten zu seiner Altai-Flora. Nach A. Y. GREVILLIUS' Ansicht [Morph.-anat. Studien über die xerophile Phanerogamenvegetation der Insel Oeland, ENGLER's Jahrb. 23. Bd. (1896) S. 24 u. f. (35)] ist *Potentilla fruticosa* im arktischen Klima ausgebildet. Damit ist allerdings noch nicht gesagt, dass sie in einer Anpassung an ein solches Klima nach dem Ostseegebiete gewandert ist und sich erst dort an höhere Wärme angepasst hat. Die bei Leipzig vorkommenden Individuen von *Carex obtusata* sind von verschiedenen Schriftstellern als Nachkommen von Einwanderern einer kalten Periode angesehen worden, so von REICHE (Die Flora v. Leipzig, Sitzb. u. Abhdlgn. d. naturw. Gesellsch. Isis in Dresden, Jahrg. 1886 (1887) S. 43—52 (52): „*C. spicata* dürfte wegen ihres Vorkommens auf diluvialem, aus nordischem Materiale stammenden Sande als Relict einer Diluvialflora zu betrachten sein, eine Annahme, welche in den heutigen Verbreitungsverhältnissen dieser Art (resp. Varietät) eine Stütze findet") und SCHMIDT (Sitzb. d. naturf. Gesellsch. zu Leipzig, 22. u. 23. Jahrg. 1895/96 (1897) S. 129: „Mehrere dieser Pflanzen dürften nebst der grössten Zierde der Leipziger nicht nur, sondern der ganzen sächsischen Flora, *C. obtusata* Liljeblad, als Glacialrelikte — gleich dem Bienitz selber — zu betrachten sein").

70. (61) Die Annahme mehrerer Erhaltungsorte ist durchaus zulässig; von einer Anzahl Arten, welche s i c h e r in der kalten Periode in Mitteleuropa eingewandert ist, hat sich dort jede an mehreren Stellen erhalten und neu angepasst, so z. B. *Thesium alpinum L.* (diese und andere Arten habe ich Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 270—285 [42—57] behandelt). Das Vorhandensein einer noch grösseren Anzahl von Erhaltungsorten scheint mir aber, selbst bei *Carex obtusata*, sehr unwahrscheinlich zu sein.

71. (61) Man kann bei *Artemisia rupestris* an eine sprungweise Wanderung über die Ostsee denken, denn sie wächst auf Gotland auch auf Strandwiesen, und ihre Wohnstätten in den russischen Ostseeprovinzen liegen nicht weit vom Meere entfernt, ihre Früchte können somit durch strandbewohnende Vögel von dem einen nach dem anderen Lande verschleppt worden sein. Auch *Potentilla fruticosa* hat vielleicht auf diese Weise die Ostsee überschritten, denn sie wächst auf Oeland nach SJÖSTRAND (a. a. O. S. 495) „locis subuliginosis duris" (ebenso HEMMENDORFF, a. a. O. S. 23—24 und ERIKSON, Alfvarfloran på Öland, Bot. Not. 1895, S. 189), allerdings auch an trockenen Stellen (HEMMENDORFF, a. a. O. 19 u. 27 und ERIKSON, a. a. O.); in den Ostseeprovinzen scheint sie freilich nur auf trockenem Boden vorzukommen.

72. (61) Vgl. Anm. 66.

73. (63) Wenn auch vielleicht einige wenige von diesen Formen die schmalsten Stellen des kleinen Beltes übersprungen haben würden, falls dieser zur Zeit ihrer Wanderung vorhanden gewesen wäre, die überwiegende Mehrzahl von ihnen würde nicht über die cimbrische Halbinsel, wohl keine würde über die westlichen dänischen Inseln hinausgelangt sein.

74. (63) Bei einigen Formen scheint mir eine Wanderung über die dänische Landbrücke allerdings wenig wahrscheinlich zu sein, trotzdem sie auf Resten derselben vorkommen; ich möchte bei ihnen vielmehr annehmen, dass sie nach der Brücke von der skandinavischen Halbinsel gelangt sind; zu diesen Formen gehören z. B. die früher bei Aalborg in Jütland beobachtete *Asperula tinctoria* sowie wohl auch die noch jetzt dort wachsende *Brunella grandiflora*; vgl. S. 126—127.

75. (63) Diese Seltenheit vieler Formen in den gegenwärtig über den Seespiegel emporragenden Teilen der ehemaligen dänischen Brücke beweist nicht, dass sie nicht über dieselbe gewandert sind. Denn die Gegend der dänischen Brücke, welche in der ersten kühlen Periode während der Vegetationszeit den nasskalten Nordwestwinden viel mehr ausgesetzt war als die weiter von der Nordsee entfernten Küstengegenden, hat damals infolgedessen einen bedeutend grösseren Teil der Flora, welche sie während der heissen Periode besass, als jene verloren, und hat in der zweiten heissen Periode wegen ihrer westlichen Lage viel weniger neue Arten aus dem Inneren Mitteleuropas empfangen als jene weiter

im Osten gelegenen Küstenländer. Es darf dies bei der Beurteilung der Einwanderungswege der Formen dieser Gruppen nach der skandinavischen Halbinsel durchaus nicht ausser Acht gelassen werden, wie es so häufig, so auch von Seiten Areschoug's (a. a. O.) und Erikson's (a. a. O. S. 9), geschehen ist. Doch glaube ich, dass diejenigen Formen, bei denen im Vorausgehenden eine Einwanderung östlich von der erweiterten dänischen Brücke als sicher oder sehr wahrscheinlich hingestellt wurde, nicht über diese gewandert sind.

76. (64) Eine der klimatischen Anpassung, welche *Carex obtusata* gegenwärtig im westlicheren Europa besitzt und sich wahrscheinlich hier erworben hat, ähnliche hat sich hier sicher, doch schon vor der fünften kalten Periode, die in Skandinavien nicht vorkommende *C. supina Wahlbg.* erworben, als deren monostachysche Form *C. obtusata* vielfach mit Unrecht angesehen wurde (beide Arten sind wahrscheinlich garnicht näher miteinander verwandt). *C. supina* ist wahrscheinlich aus dem arktischen Amerika, in welchem sie z. B. — nach Lange, Conspectus florae grönlandicae (1880) S. 151 — in Westgrönland von 72° 48′—60° 30′ „nicht gemein" vorkommt, nach dem westlicheren Europa gewandert und in diesem, wahrscheinlich in der vierten kalten Periode, nach Süden vorgedrungen. Wo in Europa ihre Neuanpassung an höhere Sommerwärme stattfand, lässt sich nicht sagen. Die neue Form hat sich während der fünften kalten Periode wohl hauptsächlich in Ungarn erhalten und ist von hier in der ersten heissen Periode nach Mitteleuropa gewandert. In das südliche und mittlere Russland ist die Art wahrscheinlich aus Sibirien, und zwar vielleicht schon vor der fünften kalten Periode und an warmes Sommerklima angepasst, eingewandert.

77. (64) Auf Gotland wächst sie nach Johansson (a. a. O. S. 48) vorzüglich auf Klippen, auf Oeland nach Sjöstrand (a. a. O. S. 486) „in caespitosis et clivis arenosis".

78. (64) Auch Hemmendorff hält sie (a. a. O. S. 5) für ein Glacialgewächs; die gleiche Ansicht äussert Johansson (a. a. O. S. 84—85) bezüglich Gotlands. Areschoug rechnet sie zu den Arten seiner Altai-Flora.

79. (65) Vgl. auch Sernander, Studier öfver vegetationen i mellersta Skandinaviens fjälltrakter. 2. Fjällväxter i barrskogsregionen, Bihang till kgl. Svenska Vet.-Akad. Handlingar 24. Bd. 3. Abt. No. 11 (1899) S. 55—56.

80. (65) Vgl. WARMING, Om Grønlands vegetation (1888) S. 204 Anm. 3.

81. (65) Nach KLINGE (a. a. O. S. 403) wächst sie auf steinigem Boden, besonders auf Kalkboden in der Nähe des Meeres, nach v. SASS (a. a. O. S. 583) wächst sie auf Oesel aber, wie auch *Draba muralis*, nur auf Wiesen.

82. (66) MOORE und MORE, Contributions towards a Cybele Hibernica, 1. Aufl. (1866) S. 25 und 2. Aufl. (1898) S. 25—26.

83. (66) Vgl. SJÖSTRAND, a. a. O. S. 497 („etiam in pratis duris elatis prope littora maris") sowie ZETTERSTEDT, Botaniska excursioner på Öland under Sommaren 1867, Botanisk Tidsskrift 4. Bd. (1870—1871) S. 113—143.

84. (66) Sehr wenig verbreitet, vgl. JOHANSSON, a. a. O. S. 208.

85. (66) Nicht sicher, vgl. JOHANSSON, a. a. O.

86. (66) Sie scheint weder in den russischen Ostseeprovinzen (vgl. KLINGE, a. a. O. S. 592) noch in Finnland (vgl. SAELAN, KIHLMAN, HJELT, a. a. O. S. 139) vorzukommen.

87. (66) Vgl. BUNGE, Species generis Oxytropis, DC., Mémoires de l'Acad. imp. des sciences de St.-Pétersbourg VII. Sér. 22. Bd. No. 1 (1874) S. 107; die im nördlichen Skandinavien vorkommende *Oxytropis sordida (Willd.)*: „perperam cum O. campestri confunditur" (S. 82).

88. (66) HEMMENDORFF bezeichnet (a. a. O. S. 6) die öländische, JOHANSSON (a. a. O. S. 84—85) die gotländische Pflanze als Glacialgewächs. ARESCHOUG rechnet die Art zur Altai-Flora.

89. (66) Vielleicht lebte die Art vor der fünften kalten Periode im arktischen Skandinavien oder im angrenzenden arktischen Russland, wohin sie wahrscheinlich aus dem nordöstlichen Nordamerika — und zwar bis Island schrittweise oder schritt- und sprungweise über die schon mehrfach erwähnte Landbrücke und von Island sprungweise — gewandert war; über die Landbrücke war sie damals wohl auch nach den britischen Inseln gelangt. Im östlichen Nordamerika kommt sie (nach MACOUN, Catalogue of Canadian plants, 3. Teil (1886) S. 509) von Maine bis Nord-Labrador vor; die hier wachsenden Individuen gehören nach BUNGE allerdings vielleicht zu einer „forma alienata". (Die ostsibirische von BUNGE für *O. campestris* erklärte Pflanze sowie diejenige des westlichen Nordamerikas (vgl. MACOUN, a. a. O.

S. 509—510) gehören zu anderen, verwandten Arten). Es ist jedoch auch denkbar, dass *Oxytropis campestris* nicht in Nordamerika entstanden ist, sondern, wie die dort ungefähr auf denselben Streifen am atlantischen Ozeane beschränkte *Calluna vulgaris (L.)*, dorthin erst aus Europa, wo ihre Heimat dann entweder in den südlichen oder in den skandinavischen Hochgebirgen oder im arktischen Norden gesucht werden müsste, gewandert ist. Von der skandinavischen Halbinsel wanderte sie im Laufe der fünften kalten Periode nach Deutschland und vielleicht auch darüber hinaus; die meisten Pflanzen der europäischen Hochgebirge sind aber wohl Nachkommen von solchen, welche in diese bereits vor der fünften kalten Periode aus dem Norden eingewandert waren — vorausgesetzt, dass die Art nicht in den Hochgebirgen selbst entstanden ist —. Nach Rückzug des Eises kehrte sie aus dem südlichen ausseralpinen Mitteleuropa nach Skandinavien zurück, während sie aus jenem verschwand. Auf den britischen Inseln hat sie sich wahrscheinlich seit ihrer ersten Einwanderung erhalten; während der Klimax der kalten Periode war sie natürlich weit nach Süden zurückgedrängt, von wo sie sich nach deren Ausgange wieder ausgebreitet hat; ihr damals erworbenes Gebiet hat sie später, vorzüglich wohl in der ersten heissen Periode, wieder fast vollständig eingebüsst.

90. (66) Sichere Beispiele einer teilweisen — bedeutenden — Aenderung der ursprünglichen Anpassung in Skandinavien bieten ausser *Draba incana* z. B. auch *Allium Schoenoprasum L., Poa alpina L., Viscaria alpina (L.)* und *Euphrasia salisburgensis Funk,* welche ohne Zweifel vor der nordischen Birke in Skandinavien eingewandert sind. Alle vier haben sich, vorzüglich oder ausschliesslich auf den schwedischen Inseln, an ein kontinentales Klima mit höherer Sommerwärme angepasst; die drei ersten — ob auch die vierte? — haben sich ausserdem, und zwar im westlichen Norwegen, eine Anpassung an ein insulares Klima mit milden Wintern erworben.

Einige Formen der ersten Untergruppe der ersten Gruppe sind in Skandinavien wahrscheinlich erst, nachdem sie sich an höhere Wärme angepasst hatten, also nach Ausgang der kalten Periode, eingewandert; hierzu gehören wahrscheinlich *Thesium alpinum L.* und *Pleurospermum austriacum (L.)*, vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. 275—285 [47—57].

91. (67) Vgl. BLYTT, Norges Flora, HARTMAN, Handbok i Skand. Flora, SAELAN, KIHLMAN und HJELT, a. a. O. sowie ANDERSSON, Om några växtfossil från Gotland, Geol. För. Förh. 17. Bd. (1895) S. 35 bis 52 (45).

92. (67) Ob auch auf Oesel und in Kurland spontan?, vgl. LEHMANN, Flora von Polnisch-Livland (1895) S. 391 u. 538.

93. (67) In Bohuslän ist der Strauch nicht spontan, vgl. ANDERSSON, a. a. O. sowie Bot. Not. 1888 S. 281 und 1891 S. 130.

94. (67) Nach PRAHL, Kritische Flora d. Prov. Schleswig-Holstein, 2. Teil. (1890) S. 189.

95. (67) Flora der nordwestdeutschen Tiefebene (1894) S. 354, vgl. auch dess. Verf. Flora der ostfriesischen Inseln 3. Aufl. (1896) S. 133.

96. (69) Vielleicht fand diese Anpassung jedoch erst in der ersten kühlen Periode statt.

97. (70) ANDERSSON, Om några växtfossil u. s. w. S. 45.

98. (70) SERNANDER, Studier öfver vegetationen i mellersta Skandinaviens fjälltrakter. 2. Fjällväxter i barrskogsregionen, a. a. O. S. 54.

99. (70) NATHORST, Förberedande meddelande om floran i några norrländska kalktuffer, Geol. För. Förh. 7. Bd. (1884/85) S. 762—776 (768—769). Reste von *Dryas* kommen hier teils, und zwar in Menge, allein, teils zusammen mit Kiefernadeln vor. Die übrigen Gewächse treten meist in anderen Lagen als *Dryas* auf.

100. (70) NATHORST, Ytterligare om floran i kalktuffen vid Långsele i Dorotea socken, Geol. För. Förh. 8. Bd. (1886) S. 24—25.

101. (70) ANDERSSON, a. a. O. S. 46.

102. (70) Hierfür spricht das Vorkommen von Früchten der *Zannichellia polycarpa Nolte*; vgl. das hierüber im letzten Abschnitte gesagte.

103. (71) Nach ANDERSSON [Om senglaciala och postglaciala aflagringar i mellersta Norrland, Geol. För. Förh. 16. Bd. (1894) S. 531 u. f. (704)] stammt der Kalktuff aus dem ältesten Abschnitte der Kieferperiode dieser Gegend (vgl. auch NATHORST, ebendas. 7. Bd. (1884/85) S. 774); SERNANDER verlegt (a. a. O. S. 54—55) dessen Bildung jedoch in die atlantische Periode.

104. (71) Om några växtfossil u. s. w. S. 45—46.

105. (71) Geol. För. Förh. 8. Bd. (1886) S. 25.

106. (71) Bei *Potentilla* nur im Ostseegebiete; im westlichen Europa, vorzüglich in den Pyrenäen und in den Westalpen, hat sich ihre Anpassung — zum Teil viel — weniger von derjenigen, in welcher sie in das westlichere Europa eingewandert ist, entfernt.

107. (72) Wesentlich anderer Meinung ist Andersson [Om de växtgeografiska och växtpaleontologiska stöden för antagandet af klimatväxlingar under kvartärtiden, Geol. För. Förh. 14. Bd. (1892) S. 509—538 (510)]: „Däremot torde ej förnågon af våra mera skarpt fixerade arter några fakta vara kända, som kunde antyda, att någon afsevärd tillpassning för klimatet skett efter istiden".

108. (72) Om s. k. glaciala relikter, Bot. Notiser 1894 S. 185 bis 201; D. skand. växtvärldens utvecklingshistoria S. 19; Några ord med anledning af Gunnar Andersson, Svenska växtvärldens historia, Bot. Not. 1896, S. 114—128; Studier öfver vegetationen i mellersta Skandinaviens fjälltrakter. 2. Fjällväxter i barrskogsregionen, Bih. t. kgl. Sv. Vet.-Akad. Handlingar 24. Bd. 3. Abt. No. 11 (1899), vgl. auch Studier u. s. w. 1., Öfversigt af kgl. Vet.-Ak. Förhandlingar, 55. Jahrg. 1898 (1898/99) S. 325 u. f.

109. (72) Wohl am wichtigsten ist das reichliche Vorkommen dieser Formen am Ristafalle des Underåkerself in einer Höhe von 360 m ü. M. und mehrere Meilen vom Gebirge entfernt.

110. (72) Betreffs der ephemeren Kolonisten und ihrer Ansiedelung an ihren Wohnstätten ausserhalb des Gebirges vgl. Sernander, Studier u. s. w. 2. S. 36 u. f.

111. (72) Als Ursache des Verschwindens der Gebirgspflanzen aus den niederen Regionen sieht Sernander (Studier 2. S. 49) nicht die Veränderungen des Klimas nach deren Einwanderung in diese, sondern die Konkurrenz anderer, kräftigerer Arten an.

112. (73) In Studier 2. S. 55 bemerkt Sernander jedoch: „Under den atlantiska, eller möjligen subatlantiska periodens fuktiga klimat".

113. (73) Diese Arten sowie das Vorkommen von *Saxifraga Hirculus L.* in Schonen behandelt auch Nathorst, Ett par glaciala „pseudorelikter", Bot. Not. 1895 S. 29—34. Er bezeichnet die Individuen der genannten Formen in diesen südschwedischen Landschaften als

„Pseudorelikter“. Ueber die Zeit, in welcher die Vorfahren der heutigen Individuen nach ihren Wohnstätten in jenen Gegenden, welche zum Teil auf Mooren unter der oberen Grenze des Litorinameeres liegen, gelangt sind, äussert NATHORST keine bestimmte Ansicht.

114. (73) Es sind dies also Formen, welche zum Teil denjenigen der zweiten Untergruppe recht nahe stehen.

115. (73) Näher bestimmt SERNANDER diesen Zeitraum als die subatlantische Periode BLYTT's in SERNANDER und KJELLMARK, Eine Torfmooruntersuchung aus dem nördlichen Nerike, Bull. of the geol. Inst. of the University of Upsala 2. Bd. 1894—95 (1896) S. 317—344 (338—339), welche Abhandlung auch nähere Angaben über einige Formen dieser Gruppe enthält (vgl. auch Studier 1. S. 355).

116. (74) Es ist aber auch nicht undenkbar, dass die Küstenformen einiger der Einwanderer der kalten Periode sich nicht in Skandinavien ausgebildet haben, sondern dass sie, wenigstens bereits in hohem Masse an insulares Klima angepasst, in der ersten kühlen Periode oder schon vorher in der Periode der Ancylussenkung sprungweise von Island oder von den Färöer oder von den nördlichen schottischen Inseln nach den norwegischen Küsten gewandert sind und sich hier nur noch etwas weiter angepasst haben, dass sie also garnicht näher verwandt mit den die kontinentalen Gebirgsgegenden Skandinaviens bewohnenden Individuengruppen dieser Arten sind. Zweifellos waren auf den genannten Inseln, vorzüglich auf den Färöer, welche wohl noch bei Beginn der ersten kühlen Periode nur von wenigen an mildes Klima vollständig angepassten Gewächsen bewohnt wurden und auch im Verlaufe dieser Periode nur sehr wenige derartige Formen empfingen [betreffs der heutigen Verhältnisse der Färöer vgl. z. B. ROSTRUP, Færøernes Flora, Bot. Tidsskrift 4. Bd. (1870/71) S. 5—109 (vorzüglich S. 17—19)], die Verhältnisse für eine Anpassung von Formen der ersten Untergruppe an ein mildes, insulares Klima günstiger als an den norwegischen Küsten, an welchen sich schon zur Zeit der Ancylussenkung manche an insulares Klima völlig angepasste Formen angesiedelt hatten und welche im Verlaufe der kühlen Periode noch weitere erhielten. Bestärkt werde ich in meiner Ansicht durch die Thatsache, dass die Anzahl der Einwanderer des ersten Abschnittes der kalten Periode, welche sich im insularen nordwestlichen Deutsch-

land zu erhalten und klimatisch neu anzupassen vermochte, sehr unbedeutend ist. Ein bedeutender Teil von diesen ist auf Oertlichkeiten mit ganz spezialisierten Bodenverhältnissen (vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 270 [42] u. f.), durch welche von ihnen Konkurrenten fast vollständig ferngehalten wurden, beschränkt. Im nordwestlichen Deutschland wachsen zwar zahlreiche Arten, welche auch im ersten Abschnitte der kalten Periode, und zwar wahrscheinlich wenigstens teilweise auch nach dem nordwestlichen Deutschland, gewandert sind, die in diesem heute vorkommenden Individuen derselben sind aber Nachkommen von solchen, welche in Abschnitten mit mildem Klima eingewandert sind.

117. (75) Vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 293—297 [65—69]. Areschoug (a. a. O. S. 85) stellt die Art zu seiner dritten, der zuletzt eingewanderten Gruppe.

118. (75) Vgl. Sjöstrand, a. a. O. S. 468, Areschoug, a. a. O. S. 16, Johansson, a. a. O. S. 45 u. 139.

119. (76) In den Nordseegegenden kommt er spontan wohl nicht vor, vgl. Buchenau, Flora d. nordwestdeutschen Tiefebene (1894) S. 485.

120. (76) Weiter im Osten scheint er in der Nähe der Ostsee nur im Gouv. Kowno, in weiterer Entfernung von ihr erst wieder in den Gouv. Grodno, Minsk und Mohilew vorzukommen, vgl. Lehmann, a. a. O. S. 252.

121. (76) Im südlichen Skandinavien kann die Erhaltungsstelle, von welcher die Neuausbreitung ihren Ausgang nahm, nicht gelegen haben, denn in diesem Falle würde sich die Art in Skandinavien weiter ausgebreitet haben. (Im Texte wurde aus Versehen die Angabe ihres Vorkommens in Halland (Bot. Not. 1882 S. 15) fortgelassen.)

122. (77) Auch Sernander glaubt [Die Einwanderung d. Fichte in Skandinavien, Engl. Jahrb. 15. Bd. (1892) S. 1—94 (86, 93)], dass in der borealen Periode Blytt's grosse Gebiete der Nordsee, des Kattegats und der westlichen Ostsee über der Meeresoberfläche lagen.

123. (77) Nach v. Herder, a. a. O. S. 20—21.

124. (77) Hier wächst nach Boreau (Flore du Centre de la France et du bassin de la Loire 3. Aufl. 2. Bd. (1857) S. 70) sowie nach anderen Floristen *H. procumbens Dun.*, also die Pflanze Mitteleuropas.

Zu dieser gehören wohl auch die Individuen derjenigen nordfranzösischen Oertlichkeiten, an denen nach den mir zur Verfügung stehenden Floren *H. Fumana (L.) Mill.* wachsen soll. *H. Fumana Dun.* [*H. Spachii* (*G. G.*)] wächst nur im Süden.

125. (78) Ihre Samen besitzen keine Einrichtungen für einen Transport durch Tiere und sind zu schwer, um schwebend vom Winde weit fortgeführt zu werden. Sie bleiben aber eine Zeitlang in der von den vertrockneten Kelchblättern eingehüllten, recht grossen Kapsel, nachdem diese bei der Reife abgefallen ist, eingeschlossen, und die Kapsel kann ohne Zweifel auf nacktem oder schwach bewachsenem Boden vom Winde recht weite Strecken fortgerollt oder fortgeschoben werden. Die Kapsel kann auf diese Weise zweifellos auch über Eisflächen transportiert werden, doch wohl kaum über solche von annähernd der Breite der sich gegenwärtig zwischen Gotland und dem umliegenden Festlande ausdehnenden Meeresflächen. Für einen weiten, lange Zeit in Anspruch nehmenden Wassertransport sind wohl weder die einzelnen, noch die in der Kapsel eingeschlossenen Samen geeignet.

126. (78) Kerner, Das Pflanzenleben der Donauländer (1863) S. 94, 98, 292, 293.

127. (78) Hier nach Döll (Flora d. Grossh. Baden 3. Bd. (1862) S. 1269) auf den ödesten Sandflächen zwischen Schwetzingen und Friedrichsfeld und an der nördlichen Gebietsgrenze zwischen Käferthal und Virnheim.

128. (78) Diese dürfen offenbar nicht sehr arm an Kalk sein.

129. (78) Dass dessen Bett in der heissen Periode wenigstens zum grossen Teile trocken war, dafür spricht auch das Vorkommen einer Anzahl von Formen auf den britischen Inseln, welche ebensowenig wie *Helianthemum procumbens* — sowie ein Teil der im folgenden behandelten, den britischen Inseln gegenwärtig ebenfalls fehlenden, aber sicher oder sehr wahrscheinlich über sie nach Skandinavien gewanderten Formen — in grösseren Sprüngen zu wandern im stande sind. Eingehend werde ich diese an anderer Stelle behandeln.

130. (78) Auch dafür spricht es mit Bestimmtheit, dass die Insel Gotland mit dem Festlande verbunden war, und damit auch, dass wenigstens die zwei nördlichsten der die beiden Ostseeküsten verbindenden Landbrücken vorhanden waren.

131. (79) Auch diese Frage werde ich an anderer Stelle behandeln.

132. (79) Es ist nach Ostschweden wahrscheinlich durch Südnorwegen und Mittelschweden gewandert, vgl. S. 123—124.

133. (79) Möglicher Weise ist die Art, wie manche ähnlich angepasste, auf der Halbinsel aber erst später, und zwar in der klimatisch für sie so günstigen zweiten heissen Periode oder sogar erst in der Jetztzeit, durch die Ausbreitung der Fichte vernichtet worden. Vgl. auch das weiter unten bei der Betrachtung der Einwanderung und Ausbreitung der Fichte gesagte.

134. (79) Einer der für stärker lichtbedürftige Gewächse gefährlichsten Bäume, die Buche, welcher auch steile Felspartien sehr leicht besiedelt und gerade in klimatisch für diese Formen ungünstigen Zeitabschnitten gut gedieh, ist spontan weder nach Gotland noch nach Oeland gelangt.

135. (79) Ich fasse hier unter diesem Namen, welchen ich nur mit Rücksicht auf die skandinavische Wohnstätte der Pflanze gewählt habe, die zahlreichen, voneinander und von der Pflanze Oelands nur wenig abweichenden und zum Teil wohl durch ununterbrochene Reihen von Uebergängen miteinander verbundenen morphologischen Formen zusammen.

136. (79) Nach Erikson, Alfvarfloran på Oland, Bot. Not. 1895 S. 185 u. f. (189): „Kanske är Alfvarens — d. h. des trockenen, wenig bewachsenen Kalkplateaus — vanligaste växt".

137. (79) Die an höhere Wärme angepasste Form kann wohl nur schrittweise oder höchstens in ganz kleinen Sprüngen wandern, da ihre recht schweren Samen, welche abweichend von denjenigen des *H. procumbens*, denen sie in Schwere nachstehen, bei der Reife die sich nicht ablösende Kapsel verlassen, keine besonderen Einrichtungen für einen Transport durch Wind oder Tiere besitzen. Ihre Grösse und Schwere hindert die Samen auch, sich durch nasse zähe Bodenmasse so fest an den Körper von Säugetieren oder Vögeln anzuheften, dass sie von diesen weit verschleppt werden können; zudem halten sich — und hielten sich in anderen Perioden — weder Vögel noch Säugetiere, welche weitere Wanderungen unternehmen, an den Wohnplätzen der Form auf, deren Boden auch nur selten schlammig aufgeweicht

ist, also nur selten ein brauchbares Bindemittel für die Samen abgiebt. Vgl. auch S. 123—124.

138. (79) Es wächst auf diesen gegenwärtig in Wales und Nordwest-England sowie in den Grafschaften Clare und Galway und auf den Aran-Inseln in Irland.

139. (80) In welchem es sein nördlichstes Vorkommen bei Halle (auf Muschelkalk) besitzt; südöstlich vom Saalegebiete fehlt es bis Böhmen und Mähren, südwestlich von ihm fehlt es bis zum Maingebiete.

140. (80) Sie gehört meines Erachtens zu denjenigen Arten, welche diejenige klimatische Anpassung, die sie bei ihrer Entstehung besassen, vollständig verloren haben, diese aber aus ihrer heutigen Verbreitung noch deutlich erkennen lassen.

141. (80) Die Art wächst hier spontan in West-England, in Wales und in Dumfries in Süd-Schottland.

142. (80) Hier wächst die Art gegenwärtig in Südnorwegen, in Westergötland, Schonen, Blekinge und Södermanland sowie auf Oeland, Gotland und den benachbarten Inseln (auch auf Gotska Sandön).

143. (80) In diesem besitzt sie gegenwärtig eine sehr unbedeutende Verbreitung; ihre nördlichsten Wohnstätten in ihm liegen im Saalegebiete bei Aschersleben, Mansfeld und Nordhausen sowie im Wesergebiete bei Stadtoldendorf und im Süntel.

144. (81) Ausserdem nur noch in Estland (Pullapä und Insel Odinsholm) vgl. LEHMANN, a. a. O. S. 317 u. 520.

145. (81) Bezüglich Moons vgl. SCHMIDT, Flora d. Insel Moon, a. a. O. S. 33, bezügl. Oesels v. SASS, a. a. O. S. 593, bezügl. beider SCHMIDT, Flora d. silur. Bodens u. s. w., a. a. O. S. 197.

146. (81) Vgl. hierzu das bei der Besprechung von *Silene viscosa* (S. 54—55 u. 193) und *Draba incana* (S. 66) über mehrfache Neuanpassung an der Küste gesagte.

147. (81) Von LEHMANN, a. a. O. S. 312, auch als in den Gouv. Grodno, Minsk und Mohilew vorkommend angegeben, doch beruhen diese Angaben wie auch diejenige eines Vorkommens in der Kaspischen Wüste bei LEDEBOUR, Flora rossica 1. Bd. (1842) S. 182, wohl auf Irrtum.

148. (82) KOLTZ, Prodrome de la flore du Grand-Duché de

Luxembourg 1. T. (1873) S. 33; ob hier nur vorübergehend? vgl. Wirtgen, Flora der preuss. Rheinlande 1. Bd. (1870) S. 154.

149. (82) Vgl. Wirtgen, a. a. O.

150. (82) Aber wohl nicht im Elsass, vgl. Kirschleger, Flore vogéso-rhénane 1. Bd. (1870) S. 36.

151. (82) Es ist meines Erachtens nicht undenkbar, dass sie aus dem Osten stammt, in diesem aber ausgestorben ist. Ihre Fähigkeit, sich einem verhältnismässig extremen Klima wie dem des Ostseegebietes, anzupassen, könnte wohl als Hinweis darauf angesehen werden. Die früheren Angaben eines Vorkommens im Osten scheinen sich nicht bestätigt zu haben; Hemmendorff hält die Art trotzdem (a. a. O. S. 9) für ein Steppengewächs.

152. (82) Hier wächst sie nach Sjöstrand (a. a. O. 483): „In agris, fossis et campis (Alfvaren) per totam insulam saepe copiosissime".

153. (82) Ich habe reife Samen leider noch nicht gesehen.

154. (82) Auf Oeland wächst sie nach Hemmendorff (a. a. O. S. 22) vorzüglich an im Herbst und Frühling längere oder kürzere Zeit überschwemmten Stellen des Alfvars in Gesellschaft von *Agrostis canina, Mentha arvensis βriparia, Teucrium Scordium, Plantago minor* sowie *Herniaria glabra*, doch kommt sie auch an trockneren Stellen vor; vgl. auch Sjöstrand, a. a. O. Bezüglich des Vorkommens auf Gotland vgl. Johansson, a. a. O. S. 37.

155. (82) Vgl. v. Sass, a. a. O. S. 603. Bei Reval nach Schmidt (Flora d. sil. Bodens u. s. w. S. 179 und 196—197) auf dürrem Boden am Meeresstrande. Sie kommt in den Ostseeprovinzen, wie es scheint, aber auch an feuchten Orten und Flussufern vor, vgl. Klinge, a. a. O. S. 397.

156. (83) Nach Nyman, Consp. fl. europ. Suppl. II. (1889—1890) S. 9. Wohl nicht im Dép. Hte-Marne, vgl. Aubriot u. Daguin, Flore de la Hte-Marne (1885) S. 103 u. 501.

157. (83) Hier wurde sie nur einmal gefunden, vgl. Viallanes et D'Arbaumont, Flore de la Côte-d'Or (1889) S. 9.

158. (84) Vgl. Neilreich, Aufzählg. d. in Ungarn u. Slavonien bisher beobachteten Gefässpflanzen, Nachtr. u. Verbess. (1870) S. 68.

159. (84) Aber nicht in Siebenbürgen, vgl. Simonkai, Enumeratio florae transsilvanicae vesculosae critica (1886) S. 47.

160. (84) Diesen können sich die abgefallenen Früchtchen der ausschliesslich nasse Stellen: Gräben, Quellen, Sümpfe u. s. w., bewohnenden Art mittels zäher schlammiger Bodenmasse oder Fadenalgen leicht anheften.

161. (85) SERNANDER (Studier öfver d. gotländska veget. utveckl. S. 91—92 u. 111) hält die Art für einen Einwanderer der atlantischen Periode BLYTT's. Er glaubt, dass ihre Früchtchen aus der Normandie, von wo nach PALMÉN eine Zugvögel-Wanderstrasse über Belgien, Holland, Holstein, das südöstliche Schweden und Gotland nach Finnland führt, nach Gotland eingeschleppt worden sind, und dass sich die Art in der *Carex panicea*-Formation sowie an der Quelle, wo sie wächst — beide Stellen werden beschrieben —, seit ihrer Einwanderung erhalten hat.

162. (85) Ihre Früchtchen können noch gegenwärtig aus dem nördlichen Frankreich nach Gotland verschleppt werden und sind auch vielleicht noch in der Jetztzeit dorthin verschleppt worden, denn zahlreiche Zugvögel ziehen in der von PALMÉN angegebenen Richtung; doch sind die Früchtchen nicht im stande, auf Gotland aufzugehen, oder sie können wenigstens nicht zu normalen, sich länger erhaltenden und sich fortpflanzenden Individuen heranwachsen.

163. (85) Nach BRÉBISSON, Flore de la Normandie 5. Aufl. (1879) S. 109, nur naturalisiert, nach BOREAU, Flore du Centre de la France 3. Aufl. 2. Bd. (1857) S. 165, jedoch im zweiten Département spontan.

164. (85) Nach BOREAU, a. a. O., spontan, nach LE GRAND, Flore analytique du Berry (1887) S. 74, nur verwildert.

165. (85) Nach AUBRIOT et DAGUIN, Flore de la Hte-Marne (1885) 198, wahrscheinlich nur subspontan.

166. (85) Vielleicht wächst in den drei zuletzt genannten Gebieten aber nur *C. emeroides*; diese kommt vielleicht auch schon im Banat sowie weiter im Westen (in Sizilien) vor, während *C. Emerus* sich wahrscheinlich noch weiter im Osten (in der Krim) vorfindet; vgl. z. B. DRAGUTIN HIRC, Coronilla emeroides Boiss. et Sprunn., Berichte d. deutsch. bot. Gesellschaft 6. Bd. (1888) S. 232—240.

167. (85) Nach KLEIN, SEUBERT's Exkursionsflora f. d. Grossherzogtum Baden 5. Aufl. (1891) S. 278, auch im nördlichen Baden.

168. (85) Die an höhere Sommerwärme angepasste Form kann zweifellos nur schrittweise wandern.

169. (85) In den Alpen steigt sie stellenweise noch recht bedeutend, in den bayrischen Alpen nach Prantl bis 1140 m, an.

170. (86) Grössere Hitze und längere Perioden sommerlicher Trockenheit sowie bedeutendere winterliche Kälte scheint sie aber nicht ertragen zu können.

171. (86) Die Art wächst vorzüglich im Gebüsche, an Waldrändern sowie in trockenen, lichten Wäldern.

172. (86) Das Vorkommen dieser Art sowie das von *Vicia Orobus* weisen darauf hin, dass bereits längere Zeit vor dem Höhepunkte der heissen Periode zusammenhängende Striche des Nordseebeckens von der britischen bis zur skandinavischen Küste ihre Wasserbedeckung verloren hatten.

173. (86) Vgl. Blytt, Norges Flora 3. Teil (1876) S. 1228.

174. (86) Sie scheint nur auf — vorzüglich kalkreichen — Felsen oder auf mit grösseren Brocken gemischtem Felsdetritus zu wachsen.

175. (87) Sie kann wohl nur schrittweise wandern.

176. (87) Ein kontinentales Klima mit bedeutender Winterkälte kann sie wohl nicht ertragen; sie ist auf das westliche Europa beschränkt, ihre am meisten kontinental gelegene Wohnstätte befindet sich bei Orb im Spessart.

177. (87) Es ist nicht wahrscheinlich, dass sie von Grossbritannien über die cimbrische Halbinsel nach Skandinavien gewandert ist.

178. (87) Hier wohl verschwunden, vgl. Lange, Haandbog i den Danske Flora 4. Aufl. (1886—1888) S. 842.

179. (87) Nach Gotland — vgl. Bot. Not. 1888 S. 260 — ist er wohl nur mit Ballast eingeschleppt, vgl. Johansson, a. a. O. S. 38 und 208.

180. (87) Vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 360—361 [132—133].

181. (88) Vgl. Schmidt, Flora d. silurischen Bodens u. s. w. S. 206; in anderen Gegenden der Ostseeprovinzen scheint ihr Vorkommen jedoch in keiner Beziehung zur Meeresnähe zu stehen.

182. (88) Die an höhere Wärme angepasste nicht strandbewohnende Form kann wohl nur schrittweise wandern.

183. (88) Vgl. S. 54—55.

184. (89) Es ist nicht undenkbar, dass die Art auch in Skandinavien bereits in der kalten Periode eingewandert ist und sich hier später an höhere Wärme angepasst hat, und dass die heute in Skandinavien wachsenden Individuen Nachkommen der Einwanderer der kalten Periode sind. Die Art gehört auch zu denjenigen, deren klimatische Anpassung sich allmählich vollständig ändert.

185. (89) Vgl. das bei *Draba incana* gesagte (vgl. Anm. 146).

186. (89) Vgl. Deutsch. bot. Monatsschr. 11. Jahrg. (1893) S. 137. MÜLLER, Flora von Pommern (1898) S. 324, führt ausserdem Stargard als Fundstelle an, doch ist diese wohl identisch mit einer der bei Pyritz gelegenen. Das frühere Vorkommen der Art in einigen Dörfern bei Rostock und Kröpelin in Mecklenburg wird von E. H. L. KRAUSE, Mecklenburgische Flora (1893) S. 220, auf Verwilderung zurückgeführt. ASCHERSON u. GRÄBNER, Flora des nordostdeutschen Flachlandes (1898 bis 1899) S. 735, scheinen das (ehemalige) Vorkommen bei Kröpelin jedoch für spontan zu halten. Von ihnen wird auch ein früheres wahrscheinlich auf Verschleppung beruhendes Vorkommen bei Kulm in Westpreussen erwähnt.

187. (90) Nach LEHMANN, a. a. O. S. 262 sowie Nachtrag S. 501.

188. (90) Nach v. HERDER, a. a. O. S. 72.

189. (90) In dieser Anpassung wächst die Art, von der die Mehrzahl der heute lebenden Individuengruppen wesentlich andere klimatische Bedürfnisse als die zuerst entstandenen besitzt, in Europa noch im nördlichen Finnland und im nördlichen Russland.

190. (90) Hier ist die Art fast vollständig auf den Süden Englands beschränkt, ausserdem wächst sie nur in Lincoln und auf Anglesea sowie in einer von der Hauptmasse der Individuen abweichenden Form (*var. maritima Syme*), welche auch auf Anglesea vorkommt, in West-York.

191. (91) Hier wächst sie z. B. in den Dép. Lozère und Basses-Alpes sowie in den Pyrenäen.

192. (91) *Globularia Willkommii* geht in Frankreich, wo sie weit

verbreitet ist, nach Norden bis zu den Dép. Orne, Calvados, Eure und Seine-Inférieure.

193. (91) Die kleinen Samen besitzen keine besonderen Einrichtungen für einen Transport durch irgend eines der Ausbreitungsagentien, sie bleiben aber nach der Reife lange in dem vorne durch Haare verschlossenen trockenen Kelche eingeschlossen und können mit diesem, der zwar auch nur klein, aber recht leicht ist, kürzere Strecken weit vom Winde schwebend fortgeführt werden. Etwas grössere Strecken können aber die kugeligen, ungefähr 15 mm dicken Fruchtstände vom Winde fortgetragen oder auf nacktem oder wenig bewachsenem Boden — auch auf einer winterlichen Eisdecke — fortgerollt werden.

194. (91) Manche erst, nachdem sie sich wie einige der soeben behandelten Arten an das Klima der heissen Periode angepasst hatten; zu diesen gehört die Buche.

195. (91) Die Früchte bezw. Früchtchen der vier zuerst genannten Arten können sich an das Gefieder von Vögeln und den Pelz von Säugetieren fest anheften; die glänzenden Früchtchen von *Lithospermum officinale* werden wahrscheinlich von Vögeln, vorzüglich von Hühnervögeln, welche regelmässig Steine verschlucken, gefressen und gehen, da ihre Schale grossenteils aus kohlensaurem Kalk besteht, wohl meist unbeschädigt durch deren Darmkanal hindurch.

196. (94) Vgl. S. 51—52.

197. (94) Vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 398 bis 399 [170—171].

198. (94) Vielleicht blieb sie aber nicht ausschliesslich auf Lilla Karlsö, ihrer einzigen heute bekannten skandinavischen Wohnstätte, erhalten; denn nach WAHLENBERG [Flora suecica (1826) S. 1083, vgl. auch HEDBOM, Lactuca quercina L. återfunnen på Lilla Karlsö, Bot. Not. 1891 S. 73—76 (75)] soll sie im Beginne des 19. Jahrhunderts von SAMZELIUS auf einer Insel im Sottern-See Nerikes beobachtet, 1825 hier allerdings vergeblich gesucht worden sein. Möglicher Weise blieb sie sogar in noch weiterer Verbreitung erhalten und ist erst durch die Ausbreitung der Fichte, durch welche ihre Wohnstätten, wohl meist Eichenwälder, vernichtet wurden, auf ihre heutige engbegrenzte Wohnstätte beschränkt worden.

199. (94) Ueber ihre Verbreitung in Mitteleuropa vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 397—398 [169—170].

200. (94) Die Art ihres Vorkommens ist von HEDBOM (a. a. O.), welcher diese hier seit LINNÉ's Zeiten verschollene Art 1890 wieder auffand, sowie von SERNANDER (Studier öfv. d. gotl. vegetationens utvecklingshist. S. 84) beschrieben worden.

201. (95) Einen längeren Aufenthalt im Wasser ertragen die glänzend schwarzen Samen dieser Art, welche auch keine Einrichtung für einen Transport durch Vögel oder Wind besitzen, wohl nicht.

202. (95) Sie gelangte aber wohl nicht so früh nach der dänischen Landbrücke, dass sie diese noch ausserhalb der Flussthäler überschreiten konnte. Nach ihren von den — heutigen und ehemaligen — Flussthälern entfernt liegenden Wohnstätten auf den Resten der Landbrücke ist sie wohl erst im Ausgange der heissen Periode vom Thale der Oderfortsetzung und von deren Nebenthälern, an denen sie sich während des heissesten Abschnittes der heissen Periode erhalten hatte, gelangt.

203. (95) In Skandinavien wächst sie gegenwärtig auf Gotland und Oeland, von Schonen bis Upland, in Bohuslän sowie im südlichen Norwegen.

204. (95) Ungefähr aus der gleichen Zeit wie die Reste des Cromer Forestbeds stammen auch diejenigen mancher interglacialer Ablagerungen des Alpengebietes. Diese und die englischen Reste sind meines Erachtens die ältesten bekannten einigermassen sicheren Reste der Fichte überhaupt. Die richtige Bestimmung der bei Frankfurt a. M. angeblich im Oberpliocän gefundenen und von GEYLER und KINKELIN dieser Art zugeschriebenen Reste [Zapfen und Samen, vgl. GEYLER u. KINKELIN, Oberpliocän-Flora aus den Baugruben des Klärbeckens bei Niederrad und der Schleuse bei Höchst a. M., Abh. herausg. v. d. Senckenb. naturf. Ges. 15. Bd. 1. Heft (1887) S. 1 u. f. (S. 18 u. Taf. 2, Fig. 1)] sowie die der angeblich miocänen Reste aus Spitzbergen (Zapfenschuppe, Samen und Nadeln, vgl. HEER, Die miocäne Flora und Fauna Spitzbergens, Kgl. Svenska Vetensk.-Akad. Handlingar 8. Bd. No. 7 (1870) S. 41—42 und Taf. 5, Fig. 35—49) und der angeblich miocänen Reste aus Grinnellland (mit Nadeln besetzte Zweige, vgl. HEER, Flora fossilis arctica 5. Bd. (1878) S. 25—26) möchte ich sehr bezweifeln.

205. (96) GEIKIE, Great Ice Age S. 421 und 608—609 sowie

Reid, The origin of the british Flora (1899) S. 151—152, 177. Letzterer hält die Ablagerung für präglacial.

206. (96) Vgl. Geikie, a. a. O. S. 456—457.

207. (96) v. Fischer-Benzon, Die Moore der Provinz Schleswig-Holstein, Abhdlg. a. d. Gebiete d. Naturwissenschaften, herausg. v. naturw. Verein in Hamburg, 11. Bd. 3. Heft (1891) S. 19, 20—21, 66, 77.

208. (96) Vielleicht stammen aus dieser Zeit auch das Moor von Beldorf, in welchem neben den Resten von *Pinus silvestris* und *Quercus pedunculata* solche der Fichte vorkommen (v. Fischer-Benzon, a. a. O. S. 27, 66 u. 73 sowie Weber, Neues Jahrb. f. Mineralogie 1891, 2. Bd. S. 62 u. 228 und 1893. 1. Bd. S. 94), und dasjenige von Fahrenkrug in Holstein, in welchem Reste derselben Pflanzen (ausserdem solche der Buche) gefunden wurden (vgl. Weber, Engler's Jahrb. 18. Bd. (1893) Beibl. No. 43. S. 1—13 sowie Munthe, Bull. of the geol. Institution of the University of Upsala 3. Bd. (1898) S. 90), sowie die Fichtenreste einschliessenden Moore — sämtlich oder teilweise — auf dem Boden der Nordsee an der Westküste der cimbrischen Halbinsel (v. Fischer-Benzon, a. a. O. S. 28 u. f.) und die ebenfalls Reste der Fichte (neben solchen der Kiefer und der Eiche) enthaltenden dänischen Diatomeenerden (vgl. Hartz, Danske Diatoméjord-Aflejringer. Danmarks geol. Undersögelse. 2. Reihe No. 9 (1899), cit. nach Weber, Nat. Wochenschrift 14. Bd. (1899) S. 539).

209. (96) Vgl. Keilhack, Zeitschr. d. deutsch. geol. Gesellschaft 50. Bd. (1898) S. *145* u. f. (*147*).

210. (96) Keilhack (a. a. O.) sieht sie als Bildungen der „mittleren" der drei von ihm angenommenen Eiszeiten an; er trennt noch nicht die Bildungen der vierten kalten Periode von denjenigen der vorausgehenden dritten kalten Periode sowie von denjenigen der folgenden fünften kalten Periode. Vielleicht stammt von den das Moor unterlagernden Bildungen nur die obere Bank aus der vierten kalten Periode, während die untere, von Keilhack ebenfalls als Gebilde der mittleren Eiszeit angesehene Bank aus der dritten kalten Periode stammt.

211. (96) Worauf Andersson (Sv. växtv. histor. S. 62 [484]) seine Behauptung: Hätte die Fichte im Südwesten Deutschlands gelebt, als die Kiefer zuerst in Skandinavien erschien, so hätte sich die hiesige

Flora von derjenigen weit verschieden gestaltet, die wir im vorhergehenden kennen gelernt haben" gründet, ist mir nicht klar. Die Fichte war sicher in dieser Zeit im südlichen Deutschland vorhanden; dass sie in der kalten Periode nicht über die dänische Landbrücke nach Skandinavien gewandert ist, spricht doch nicht dagegen, sondern lässt nur erkennen, dass sie d. h. ihre damals in Mitteleuropa lebenden Individuengruppen, nicht im Stande waren, in dem Zeitraume, während welches ihnen das Klima eine Wanderung über die dänische Brücke gestattete, diese zu überschreiten.

212. (96) Vgl. SERNANDER, Die Einwanderung der Fichte in Skandinavien, a. a. O. sowie ANDERSSON, Om senglaciala och postglaciala aflagringar i mellersta Norrland, Geol. För. Förh. 16. Bd. (1894) S. 531—575, 666—708 (haupts. 705—707) und dessen Sv. växtv. histor. haupts. S. 62 [484] u. f.

213. (97) Nach ANDERSSON, Sv. växtv. hist. S. 63 [484], fehlt die Fichte allerdings in den Ancylusthonen des östlichen Finnlands sowie in dortigen Mooren, welche gegen Ende der Ancylusperiode — also wohl der kalten Periode — entstanden sind (vgl. auch Studier öfver Finlands torfmossar och fossila kvartärflora, Fennia 15. Bd. No. 3 (1898) S. 73—74), dagegen tritt sie reichlich in Ablagerungen im Norden des Ladogaseees — in Karelen — auf, von denen die ältesten sich wohl während der Uebergangsperiode aus der Ancylus- in die Litorinazeit gebildet haben. Die Entstehung dieser letzteren würde also in die heisse Periode, und zwar in deren letzten Abschnitt, fallen. Später (Studier S. 67 u. 189) bezeichnet ANDERSSON die ältesten karelischen Fichtenreste einschliessenden Ablagerungen — den unteren Sand — als aus der ersten Zeit der Litorinasenkung herstammend. Die Fichte muss in diesem Teile Finnlands also schon in der heissen Periode anwesend gewesen sein und war damals hier wohl sogar schon verbreitet. Weiter im Westen, in Nyland, scheinen aber die bisher gefundenen Fichtenreste jünger als die karelischen zu sein (ANDERSSON, Studier a. a. O. S. 50, 150, 187, 207); ANDERSSON verlegt ihre Ablagerung in die Zeit vor dem Maximum der Litorinasenkung. Die Fichte hat aber auch hier ohne Zweifel bereits in der heissen Periode gelebt. Sie war jedoch damals vielleicht noch nicht verbreitet, wenigstens scheint sie in der ersten kühlen Periode, aus welcher wohl die Ablagerung (bei

Humppila) stammt, nicht waldbildend aufgetreten zu sein, sondern sich erst nachher ausgebreitet und die in jener Zeit herrschenden Laubbäume verdrängt zu haben; aus dieser Seltenheit der Fichte in der kühlen Periode lässt sich aber nicht mit Sicherheit auf eine unbedeutende Verbreitung derselben in der heissen Periode schliessen.

214. (98) Auch die trockenen Moore besiedelte sie wohl erst damals; die Fichtenwaldbodenschichten der Moore stammen aus diesem Zeitabschnitte her. Während des heissesten Abschnittes der Periode bildete die Oberfläche der Moore keinen günstigen Vegetationsboden für die Fichte.

215. (98) Hierauf lässt sich aus den vorzüglich von Andersson, Högbom, Kjellmark, Nathorst, Sernander und Tolf beschriebenen Fichtenreste einschliessenden Ablagerungen schliessen.

216. (98) Diese behandelt vorzüglich Sernander in seiner Abhandlung über die Einwanderung der Fichte in Skandinavien, a. a. O.

217. (99) Die Angabe, dass bei Kristiania Reste der Fichte schon in älteren, borealen, Ablagerungen gefunden seien (vgl. Blytt, Engler's Jahrb. 16. Bd. (1892) Beibl. No. 36. S. 18), beruht wohl auf einem Irrtume. Es stammen die betreffenden Fichtenreste führenden Ablagerungen wohl aus der zweiten heissen Periode — der subborealen Periode Blytt's — her.

218. (99) Am frühesten nach Andersson (Sv. växtv. hist. S. 66 [487]) wohl durch die jemtländischen Pässe.

219. (99) Dies hebt besonders Andersson (Sv. växtv. hist. S. 67) scharf hervor (vgl. auch Sernander, a. a. O. S. 86).

220. (99) Andersson, Bih. t. k. Sv. Vet.-Akad. Handlingar, 18. Bd. 3. Abt. No. 2 (1892) S. 28—30, ders., Geol. För. Förh. 14. Bd. (1892) S. 365—369 sowie Tolf, Granlemningar i svenska torfmossar, Bih. u. s. w. 19. Bd. 3. Abt. No. 1 (1893).

221. (99) Sernander und Kjellmark, Eine Torfmooruntersuchung aus dem nördlichen Nerike, Bull. of the geol. Inst. of the University of Upsala 2. Bd. 1894/95 (1896) S. 317—344, Sernander, Geol. För. Förh. 14. Bd. (1892) S. 551 sowie Kjellmark, Några kalktuffer från Axberg i Nerike, Geol. För. Förh. 19. Bd. (1897) S. 137—152 (151).

222. (99) Hulth, Ueber einige Kalktuffe aus Westergötland, Bull. u. s. w. 4. Bd. 1. Teil. 1898 (1899) S. 89—123 (107, 117—118).

223. (99) Sk. växtv. utveckl. S. 19 u. 21.

224. (99) Om s. k. glaciala relikter, Bot. Not. 1894 S. 185 bis 201 (190).

225. (99) NATHORST, Föredrag i botanik på k. Vet.-Akademiens högtidsdag 1887, nach ANDERSSON, Några ord om granens invandring i Sverige, Geol. För. Förh. 14. Bd. (1892) S. 176—188 (176—177).

226. (99) Die Einwanderung der Fichte in Skandinavien, a. a. O. S. 82—83.

227. (99) Granlemningar i svenska torfmossar, Bih. till k. Sv. Vet.-Akad. Handlingar 19. Bd. 3. Abt. No. 1 (1893) S. 35.

228. (100) A. a. O. S. 11; S. 12 sagt er aber: Innan ännu den postglaciala sänkningen var fullt afslutad.

229. (100) In seiner Abhandlung: Om senglaciala och postglaciala aflagringar i mellersta Norrland, Geol. För. Förh. 16. Bd. (1894) S. 531 u. f. (706).

230. (100) Sv. växtv. histor. S. 65—67 [485—487] sowie Tabelle S. 77 [498].

231. (100) Im schwedischen Original steht: „Snarare från tiden något efter än före den postglaciala sänkningens maximum, som dock här ej behöfver sammanfalla med Litorinahafvets saltaste stadium, då granen med all sannolikhet hade hit invandrat".

232. (100) A. a. O. S. 88 [509].

233. (100) Vgl. auch BLYTT, ENGLER's Jahrb. 16. Bd. (1892) Beibl. No. 36 S. 18.

234. (101) Vgl. ANDERSSON, a. a. O. S. 64—67 [485—488].

235. (101) In dem kühlsten Abschnitte war es allerdings auch für diese recht ungünstig.

236. (102) Wo und wann die Buche entstanden ist, lässt sich nicht sagen; wahrscheinlich lebte sie in der Zeit zwischen der vierten und der fünften kalten Periode zusammen mit der Fichte auf der cimbrischen Halbinsel; wenigstens sind Reste von ihr zusammen mit Fichtenresten in dem schon früher erwähnten Moore bei Fahrenkrug, welches wohl aus dieser Zeit oder aus dem Beginne der fünften kalten Periode herstammt, gefunden worden, vgl. WEBER, ENGLER's Jahrb. 18. Bd. (1893) Beibl. No. 43 S. 1—13. Aus älterer Zeit stammen die bei Honerdingen unweit Walsrode im Rgb. Lüneburg gefundenen

Buchenreste (Weber, Ueber die fossile Flora von Honerdingen und das nordwestdeutsche Diluvium, Abhandlungen, herausg. vom naturw. Verein zu Bremen 13. Bd. (1896) S. 413—468) sowie diejenigen des Cromer Forestbeds in der englischen Grafschaft Norfolk (Reid, The origin of the british Flora (1899) S. 146).

237. (102) Es scheint mir aber nicht wahrscheinlich zu sein, dass sie, erst nachdem diese Meeresstrassen entstanden waren, von Süden nach der skandinavischen Halbinsel gewandert ist, denn sie scheint im allgemeinen nur schrittweise oder in ganz kleinen Sprüngen wandern zu können; sie würde sonst wohl auch nach Oeland gelangt sein.

238. (103) Lange, Haandbog i den danske Flora, 4. Aufl. (1886 bis 1888) S. 244.

239. (103) Es fand dies aber wohl noch vor Schluss der heissen Periode statt.

240. (103) Bezüglich der gesamten Verbreitung der Buche in Schweden vgl. die Karte in Andersson, Sv. växt. hist.

241. (103) Nach Blytt's Ansicht wurde damals das Gebiet der Buche an der Westküste Norwegens zersprengt, vgl. Engler's Jahrb. 16. Bd. (1892) Beibl. No. 36, S. 18.

242. (103) Nach Sernander (Sk. växtv. utveckl. S. 18—19, 21) ist die Buche wahrscheinlich zusammen mit *Ilex Aquifolium* in der atlantischen Periode, und zwar wie die Fichte nach dem Maximum der Litorinasenkung, nach Skandinavien gewandert. Andersson (Sv. växtv. hist. S. 55 [476—477]) verlegt ihre Einwanderung ungefähr in dieselbe Zeit.

243. (103) Vgl. dazu z. B. Reid, The origin of the british Flora (1899) S. 28—30.

244. (103) Man hat auf Grund der Angabe Steenstrup's (a. a. O. S. 97 u. f.), dass die von ihm untersuchten dänischen Moore nur Reste von *Q. sessiliflora* enthielten, und namentlich auf Grund seiner späteren Angabe (Kjøkken-Møddinger. Eine gedrängte Darstellung dieser Monumente sehr alter Kulturstadien (1886) S. 42—45), dass in den Mooren in einer unteren Torfschicht nur Reste von *Q. sessiliflora*, in einer oberen — ausschliesslich? — solche von *Q. pedunculata* (neben denjenigen anderer Bäume, auch der Buche) vorkämen, angenommen, dass

in Dänemark ursprünglich nur *Q. sessiliflora* wuchs. Es beruht dieses ausschliessliche Vorkommen der Wintereiche in den unteren der Eichenreste führenden Schichten aber zweifellos ebenso wie das ausschliessliche Vorkommen von Resten der Zitterpappel in der untersten Baumreste enthaltenden Schicht der Moore auf rein lokalen Ursachen (falls wirklich richtige Bestimmung vorliegt); die Wintereichenreste stammen wohl aus einem kühleren Abschnitte der kühlen Periode, also aus einer Zeit, als die Eichen längst durch Dänemark nach Skandinavien gewandert waren; damals war die Wintereiche vielleicht stellenweise häufiger als die Sommereiche, welche im Ausgange der Periode, aus welchen Zeiten wohl die Sommereichenreste der dänischen Moore stammen, allgemein vorherrschte; vgl. hierzu z. B. ANDERSSON, Studier öfver torfmossar i södra Skåne, Bih. t. k. Sv. Vet.-Akad. Handlingar 15. Bd. 3. Abt. No. 3 (1889) S. 37 bis 38, SERNANDER, Om Litorina-tidens klimat och vegetation, S. 360—361 sowie BLYTT, Om de fytogeogr. og fytopalaeont. grunde forat antage klimatvexlinger under kvartärtiden, a. a. O. S. 16 u. 18.

245. (103) Aber wohl noch nicht im letzten, milden Abschnitte der kalten Periode; damals waren sie wohl noch nicht aus dem südlichen Mitteleuropa bis zum südlichen Ende der dänischen Landbrücke vorgedrungen.

246. (104) Ausschliesslich in diesen Eichen-Uferwäldern sind, wie bereits dargelegt wurde, ohne Zweifel manche Kräuter, unter ihnen *Lactuca quercina*, nach Skandinavien gewandert. Aus der Verbreitung dieser Art lässt sich mit ziemlicher Bestimmtheit schliessen, dass sich im Beginne des heissesten Abschnittes der heissen Periode eine Zeitlang ununterbrochene oder fast ununterbrochene Eichenwälder über die ganze Länge der Mittelbankbrücke von einer Küste zur anderen erstreckten, denn sie kann wohl nur schrittweise und in ganz kleinen Sprüngen, und zwar wohl nur im Eichenwalde und über die Mittelbankbrücke, nach Skandinavien gewandert sein und muss diese Wanderung bereits vor dem Höhepunkte der Periode, während welches sie einen sehr grossen Teil ihres mitteleuropäischen Gebietes verlor, vollendet haben (vgl. S. 94).

247. (104) Weniger wahrscheinlich ist es, dass die Eiche auch über die Süd-Ålandsbrücke nach Skandinavien gewandert ist; vielleicht ist sie über diese aber aus Skandinavien nach Südwest-Finnland, wo

sie nach Andersson (Fennia 15. Bd. No. 3 (1898) S. 187) schon vor dem tiefsten Stande der Litorinasenkung wuchs, vorgedrungen.

248. (104) Hier bestanden wohl während eines Teiles des heissesten Abschnittes zusammenhängende Eichenwälder, in denen auch Arten wie *Coronilla Emerus* und *Vicia Orobus* nach Skandinavien gewandert sind.

249. (104) Dass die Eiche in Norwegen bereits während des heissesten Abschnittes der heissen Periode, und zwar in weiter Verbreitung, wuchs, lässt das Vorkommen der Eichenwaldbodenschicht im unteren Teile der Moore erkennen, welche, wie Blytt (vgl. z. B. Zur Geschichte der Nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora, a. a. O. S. 2) dargelegt hat, nur aus seiner borealen Periode, also aus der ersten heissen Periode, stammen kann. Diese Schicht stammt zwar wohl meist nicht aus der Klimax der Periode, in welcher selbst in Norwegen der Torfboden wohl kein für die Eiche geeigneter Vegetationsboden war, sondern meist aus dem Ausgange des heissesten Abschnittes und aus dem letzten gemässigteren Abschnitte — die in dem ersten Abschnitte der Periode, in welchem die Eiche in Norwegen wohl erst eine unbedeutende Verbreitung besass, entstandenen Eichenwaldböden wurden in dem heissesten Abschnitte, in welchem die Oberfläche vieler trockener Moore zerstört wurde, teilweise wieder vernichtet —, doch ihre recht weite Verbreitung zeigt, dass die Eiche schon damals recht verbreitet war, also schon seit längerer Zeit in Norwegen lebte. Auf Grund des paläontologischen Befundes könnte man annehmen, dass die Einwanderung der Eiche in den Osten Skandinaviens erst sehr spät erfolgt sei, denn die Anzahl der Eichenreste, welche unter aus der ersten kühlen Periode herstammenden Ablagerungen gefunden wurde, also sicher älter als diese ist, ist nur eine unbedeutende, und manche von diesen Resten stammen wahrscheinlich bereits aus dem Beginne der kühlen Periode selbst (vgl. z. B. E. Erdmann, Bidrag till frågan om Skånes nivåförändringar, Geol. För. Förh. 1. Bd. (1872—1874) S. 94, Andersson, Växtpaleontologiska undersökningar af svenska torfmossar, Bih. t. k. S. Vet.-Akad. Handlingar 18. Bd. 3. Abt. No. 2 u. 8 (1892 u. 1893), Munthe, Några ord till belysning af frågan om förekomsten af ek under Litorinabildningar på Gotland, Geol. För. Förh. 15. Bd. (1893) S. 124--125, Sernander,

Geol. För. Förh. 14. Bd. (1892) S. 553 Anm. 1 [vgl. dazu ANDERSSON, ebendas. S. 591—592], Om Litorina-tidens klimat och vegetation, ebendas. 15. Bd. (1893) S. 345—377 sowie Studier öfv. d. gotl. veget. utveckl. (1894) S. 48—50, u. s. w.), während in Ablagerungen, welche auf Bildungen der ersten kühlen Periode liegen, reichlich Eichenreste gefunden wurden. Meines Erachtens ist dies darauf zurückzuführen, dass in dem heissesten Abschnitte der heissen Periode die oberen Lagen der meisten Moore, welche schon im ersten Abschnitte der Periode so trocken gewesen waren, dass sich auf ihnen Wälder ansiedeln konnten, und somit auch die Wurzelschichten dieser Wälder, durch die Atmosphärilien zerstört wurden — in Norwegen wurden meist nur die oberen Teile der eichenführenden Schicht zerstört —, dass damals und auch im ersten Teile des letzten Abschnittes der Periode in Schweden der Torfboden ein schlechter Vegetationsboden für die Eiche war, sodass sich diese nur an wenigen Stellen auf solchem ansiedelte, dass wahrscheinlich nach dem Hochstande des kontinentalen Charakters des Klimas der Periode sehr schnell eine Zunahme der Niederschläge und eine Abnahme der Sommerwärme erfolgten, und sehr schnell die postglaciale Senkung Skandinaviens eintrat, sodass sich die Eichen auf dem Moorboden nicht weit auszubreiten vermochten, bevor er so nass wurde, dass kein Baum mehr auf ihm zu wachsen vermochte, oder bevor er sogar vom Meere und von dessen Ablagerungen, den Litorinaablagerungen, bedeckt wurde, und endlich, dass sich an den nicht moorigen Wohnplätzen der Eiche, welche vom Meere bedeckt wurden, keine Gelegenheit für eine Erhaltung der Eichenreste bot. Dass in den aus der zweiten heissen Periode in den Mooren erhaltenen Wurzelschichten sowohl in Schweden (vgl. z. B. SERNANDER, Litorina-tidens klimat u. s. w. S. 348—351 sowie SERNANDER und KJELLMARK, Eine Torfmooruntersuchung aus dem nördlichen Nerike, a. a. O. S. 323—324, 333, 335) und Norwegen (vgl. z. B. BLYTT, Zur Geschichte der Nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora, a. a. O. S. 13) als auch in Irland (vgl. KINAHAN, Geology of Ireland S. 268 cit. nach GEIKIE, Great Ice Age 3. Aufl. S. 420—421, vgl. auch BLYTT, a. a. O. S. 13—14), wo die untere Wurzelschicht mit Ausnahme im Westen und in den höheren Gegenden fast ausschliesslich aus Eiche besteht, die Kiefer weit vorherrscht, ist wohl

darauf zurückzuführen, dass der erste, milde Abschnitt der zweiten heissen Periode nicht so warm war und nicht so lange Dauer besass wie der entsprechende Abschnitt der ersten heissen Periode und deshalb den Eichen nicht eine so umfangreiche Besiedlung der Moore gestattete wie dieser, namentlich in seinem letzten Teile, dass im heissesten Abschnitte der zweiten heissen Periode die Bodenverhältnisse der Moore sehr ungünstig für die Ansiedlung der Eichen waren, während die Kiefer dauernd während des ganzen Abschnittes auf den Mooren leben konnte, dass somit auch die Böden der Kiefernwälder meist erhalten blieben, welche während des Höhepunktes der ersten heissen Periode, als die Kiefer weithin von den Mooren verschwand, zum grossen Teile, im Osten nebst den unterliegenden Eichenwaldböden, zerstört wurden, und dass im letzten Abschnitte der zweiten heissen Periode sich die Eichen auf den Mooren noch weniger als im entsprechenden Abschnitte der ersten heissen Periode auszubreiten vermochten.

250. (104) Wahrscheinlich hatten die von den britischen Inseln eingewanderten Individuengruppen auch im Westen nicht unbedeutend zu leiden und verloren auch dort einen recht beträchtlichen Teil ihres Gebietes, wurden aber durch Einwanderer aus dem Osten ersetzt, für welche jetzt das westnorwegische Klima sehr günstig war.

251. (105) Vgl. z. B. Andersson, Växtpal. undersökn. af sv. torfmossar 1., a. a. O. S. 28—30, Tolf, a. a. O. S. 10—11 u. s. w.

252. (105) Vgl. Växtpaleontologiska undersökningar af svenska torfmossar, Bih. t. k. Sv. Vet.-Akad. Handlingar 18. Bd. 3. Abt. No. 8 (1893) S. 56—58, Om de växtgeografiska och växtpaleontologiska stöden för antagandet af klimatväxlingar under kvartärtiden, Geol. För. Förh. 14. Bd. (1892) S. 518—519, Svenska växtvärldens historia S. 47 [470] u. f.

253. (105) Vgl. Om Litorina-tidens klimat och vegetation, Geol. För. Förh. 15. Bd. (1893) S. 357—360, Den skand. växtvärldens utvecklingshistoria S. 18—19, Bot. Notiser 1896 S. 119—122 u. s. w.

254. (105) Vgl. Studier öfv. d. gotl. veget. utveckl. S. 85, 88 u. 109.

255. (106) *Tilia grandifolia, Carpinus Betulus* und *Acer campestre* sind nach Andersson, Sv. växtv. histor. S. 54 [476], im späteren Teile der Eichenperiode, ungefähr gleichzeitig mit der insularen *Ilex*-Flora, eingewandert.

256. (106) Bezügl. deren Einwanderung vgl. ANDERSSON, a. a. O. S. 35—36 [461—462]; sie fällt nach ihm vor diejenige der Eiche.

257. (106) Vgl. ANDERSSON, a. a. O.

258. (106) Vgl. HEDSTRÖM, Om hasselns forntida och nutida utbredning i Sverige, Geol. För. Förh. 15. Bd. (1893) S. 291—320 sowie Sveriges geol. undersökning, Ser. C. No. 134 (1893).

259. (106) Vgl. GREVILLIUS, Ueber die Zusammensetzung einiger jämtländischer Relict-Formationen von Ulmus montana Sm., ENGLER's Jahrb. 20. Bd. (1895) Beibl. No. 49, S. 73—86.

260. (107) Vgl. auch Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 292 [64].

261. (107) Diese Neueinwanderung lässt sich natürlich nicht durch paläontologische Untersuchungen nachweisen.

262. (107) Ich vermag somit der Ansicht SERNANDER's (Stud. öfv. d. gotl. veget. utveckl. S. 85), dass auf Gotland während der borealen Periode: „tallskogarne fortfarande egde en omfattande betydelse“, nicht beizustimmen. Dies kann nur für die milderen Abschnitte der ersten heissen Periode Geltung besitzen.

263. (111) Einige schrittweise von Westen her in Skandinavien eingewanderte Formen stehen den Formen der dritten Gruppe aber nahe, so z. B. *Helianthemum procumbens* und *Globularia vulgaris L.*, welche bereits behandelt wurden. Bei einigen anderen auch schon behandelten Formen, welche diesen ebenfalls nahe stehen, z. B. bei *Hutchinsia petraea* und *Astragalus danicus*, lässt sich über die Art der Einwanderung keine bestimmte Ansicht aussprechen.

264. (111) Dagegen, doch nur in unbedeutender Verbreitung, in Irland.

265. (111) Nach BENTHAM-HOOKER (Handbook of the british Flora 6. Aufl. (1896) S. 448) soll sie auf den britischen Inseln: „on dry pastures“ vorkommen, nach WATSON (Cybele brit. 2. Bd. (1849) S. 436) in Grossbritannien: „sylvestral, pascual“ sein; nach den Contributions towards a Cybele hibernica, 2. Aufl. (1898) S. 346, wächst sie jedoch in Irland auf: „pastures and bogs“, und an letzteren Oertlichkeiten wird sie wohl auch stellenweise in England vorkommen.

266. (111) Ihre staubfeinen Samen haften offenbar Vögeln sehr leicht an.

267. (111) Vgl. z. B. Hartman's Handbok i Skand. Flora 12. Aufl. 1. Heft (1889) S. 93: „Fukt. äng., helst på kalkgrund“ (in Jemtland wächst sie nach Bot. Not. 1888, S. 256: „På en fuktig löfskogsäng“).

268. (112) Auf Moon wächst sie nach Schmidt, Flora der Insel Moon, a. a. O. S. 55, auf etwas feuchten Wiesen, auf Oesel nach v. Sass, a. a. O. S. 582, jedoch im Laubwalde; nach Klinge (a. a. O. S. 163) soll sie in den Ostseeprovinzen auf trockenen Wiesen und in lichten Wäldern vorkommen, doch ist diese Angabe wohl wie so viele der Schrift wenig zuverlässig.

269. (112) Nach v. Herder, a. a. O. S. 126.

270. (112) Nach Langmann (Flora d. Grossherzogthümer Mecklenburg 3. Aufl. (1871) S. 231, soll sie auch bei Parchim im Elde-(Elbe-) Gebiete wachsen, doch erwähnen sie weder Krause (Mecklenburgische Flora (1893) S. 56, noch Ascherson u. Gräbner, Flora des nordostdeutschen Flachlandes (1898—1899) S. 207, von dort.

271. (112) Bei Neubrandenburg z. B. wächst sie in Gesellschaft von *Saxifraga Hirculus L., Sweertia perennis L., Primula farinosa L., Pinguicula vulgaris L.* und *Pedicularis Sceptrum L.*

272. (112) Vgl. Boll, Flora v. Meklenburg (1860) S. 85, Marsson, Flora von Neu-Vorpommern (1869) S. 477, Krause, a. a. O. sowie Ascherson u. Gräbner, a. a. O.

273. (112) Hier wächst sie nach Lange (Haandbog i d. danske Flora 4. Aufl. (1886—88) S. 227) im offenen Walde auf Kalkboden.

274. (113) Dies müsste man doch annehmen.

275. (113) Ungefähr gleichzeitig sind wahrscheinlich *Sisymbrium supinum L.* und *Hutchinsia petraea (L.)* gewandert, welche bereits behandelt wurden.

276. (114) Vgl. bezügl. ihres Verhältnisses zu *S. varia Wettst.* v. Wettstein, Ueber Sesleria coerulea L., Verhandlungen d. k.-k. zool.-bot. Gesellsch. in Wien 38. Bd. (1888) S. 553—558 sowie Ascherson und Gräbner, Synopsis der mitteleurop. Flora 2. Bd. S. 317—320 (1900).

277. (114) Ich schliesse dies aus den Angaben der Floren, nach denen „*S. coerulea*“ auf den britischen Inseln auf felsigen Bergweiden, vorzüglich auf Kalkboden vorkommt. Nach v. Wettstein (a. a. O. S. 556) wächst *S. uliginosa* im nordöstlichen England.

278. (114) Nach BENTHAM-HOOKER, Handbook of the british Flora 6. Aufl. (1896) S. 546.

279. (114) Nach HARTMAN, Handbok i Skandinaviens Flora 11. Aufl. (1879) S. 525.

280. (114) Doch auch auf trockenem Boden, z. B. auf Oeland, vgl. ERIKSON, Bot. Not. 1895, S. 193.

281. (114) Auf der Insel Moon bildet *Sesleria* nach SCHMIDT (Flora d. Insel Moon, a. a. O. S. 61) einen Hauptbestandteil der meisten Wiesen.

282. (114) Hier wächst *„Sesleria coerulea“* erst wieder in Kasan und Podolien.

283. (114) In diesem wurde *S. uliginosa* nördlich der Alpen ausser in Süd-Skandinavien im Bodenseegebiete Badens, auf der schwäbisch-bayrischen Hochebene, in Ober- und Nieder-Oesterreich, in Böhmen sowie bei Freienwalde a. O. (hier nach ASCHERSON und GRÄBNER, a. a. O. S. 320, nur einmal und wohl nur eingeschleppt) beobachtet. Auf Wiesen soll *„S. coerulea“* auch an der Weser, und zwar von HOYER bei Rinteln (HOYER, Flora d. Grafschaft Schaumburg (1838) S. 74) und von ECHTERLING bei Varenholz (vgl. WESSEL, Grundriss z. Lippischen Flora (1874) S. 8), beobachtet sein; vielleicht war dies *S. uliginosa.*

284. (115) Ihre Früchte, welche lange in den Spelzen eingeschlossen bleiben, sind so leicht, dass sie sich zweifellos durch nasse thonige Bodenmasse so fest an den Körper von Vögeln anheften können, dass sie von diesen über recht weite Strecken verschleppt werden können.

285. (115) Vorausgesetzt, dass sie spontan waren (vergl. Anm. 283).

286. (116) Wie ich bereits in der Einleitung dargelegt habe, hat BLYTT sowohl aus der Verbreitung der heute lebenden Gewächse Norwegens wie aus dem Aufbaue der südnorwegischen Moore geschlossen, dass auf die boreale Periode eine Periode, welche er als atlantische Periode bezeichnet, gefolgt ist, deren Klima feuchter und milder als dasjenige der Gegenwart war. Auch SERNANDER (Den skand. växtv. utvecklingshist. S. 14) schreibt der atlantischen Periode BLYTT's ein insulares, dasjenige der Jetztzeit an Feuchtigkeit und Wärme übertreffendes Klima zu. Er glaubt (Om Litorina-tidens klimat

och vegetation, a. a. O. S. 374), dass „i hur pass stor del“ Skandinaviens das Klima damals derartig insular war, dass die kontinentalen Arten in ihrer Ausbreitung gehemmt wurden. Nach seiner Ansicht (a. a. O. S. 352 u. f. sowie Die Einwanderung d. Fichte a. a. O. S. 62 bis 63) trat das Maximum der postglacialen Senkung in der Zeit nach Beginn dieser Periode ein, in welche wenigstens die Hälfte — Om Lit.-tid. S. 358 sagt er: „en betydlig, ehuru ännu ej närmare bestämbar del tillhör Litorina-tidens negativa facies“ — der folgenden — postglacialen — Hebung fällt, während der Abschluss der Hebung während der subborealen und der subatlantischen Periode Blytt's erfolgte. Die Senkung begann wahrscheinlich gegen Schluss der borealen Periode. Nach der Ansicht De Geer's (Om Skand. geogr. utveckl. S. 144—145) waren während des Höhepunktes der Litorinasenkung „då landets centrala delar voro som djupast nedsänkta i det postglaciala hafvet“, das Klima milder als gegenwärtig und die Gletscher wahrscheinlich kleiner als jetzt und von manchen Stellen, an denen jetzt solche vorhanden sind, vollständig verschwunden. Auch Andersson (Sv. växtv. hist. 51—52 [474], vgl. auch Geol. För. Förh. 14. Bd. (1892) S. 509 u. f., Bihang till k. Sv. Vet.-Akad. Handlingar 18. Bd. 3. Abt. Nr. 8 (1893), Bot. Notiser 1893 S. 229 u. 238 sowie Fennia 15. Bd. Nr. 3 (1898) S. 156 u. 210) hält die Zeit der Litorinasenkung für eine feuchte Zeit „von hoher Temperatur — en tid af hög temperatur —, für das klimatische Maximum der Quartärperiode“. Aus lokalen Ursachen wurde damals die Wärme des südwestlichen Schwedens noch bedeutender erhöht als die des übrigen Skandinaviens, und infolgedessen erfuhr auch die Regenmenge dieses Teiles eine stärkere Zunahme als diejenige des übrigen Skandinaviens. Andersson verlegt die Grenze zwischen Ancyluszeit und Litorinazeit in den Zeitabschnitt, in welchem das süsse Wasser des Ancylusseees durch das salzige Wasser des Litorinameeres verdrängt wurde. Auch Munthe (Preliminary report on the physical geography of the Litorina-Sea, Bull. of the geol. Inst. of the University of Upsala 2. Bd. (1896) S. 13, vgl. dazu freilich a. a. O. 3. Bd. S. 33) nimmt an, dass das Klima dieses Zeitabschnittes milder als dasjenige der Jetztzeit war. Im Gegensatze zu diesen Forschern glaubt G. Hellsing [Notes on the structure and development of the turfmoor Stormur in Gestrikland, Bull. of the geol. Inst.

of the University of Upsala 2. Bd. 1894—95 (1896) S. 345—361 (360)] dass: „at the end of the atlantic period a positive improvement of the climate seems to have entered. During this period the temperature seems, in a not inconsiderable degree, to have been more favorable than it is at present.“ Es verlegt deshalb die oben von mir besprochene Hauptausbreitung der empfindlicheren Laubbäume erst in die Zeit nach dem Maximum der Litorinasenkung, in den Ausgang der atlantischen Periode, nicht, wie die übrigen skandinavischen Forscher, in den Abschnitt, in welchem die Senkung ihr Maximum erreichte.

Dass die skandinavischen Pflanzengeographen zu der Ansicht kamen, dass die atlantische Periode oder die Zeit des höchsten Standes des postglacialen Meeres — also meine erste kühle Periode — eine Zeit hoher Temperatur war, dass sie dagegen, wenigstens Blytt und Sernander, der subatlantischen Periode — meiner zweiten kühlen Periode — ein Klima zuschreiben, welches viel kühler als dasjenige der Jetztzeit war, ist zum Teil eine Folge davon, dass sie die Frage auf Grund phytopalaeontologisch-stratigraphischer Untersuchungen beurteilen. Durch diese lässt sich aber nicht erkennen, dass das Sommerklima der Klimax der ersten kühlen Periode zweifellos nicht unbedeutend kühler als dasjenige der zweiten kühlen Periode und das der Jetztzeit war. Denn dieser Abschnitt, in welchen das Maximum der Litorinasenkung fällt, besass wohl nur eine kurze Dauer, es wanderten in ihm keine an ein kälteres Klima als die bisherige Vegetation angepassten Gewächse ein und es nahm, kurze Zeit nachdem die sommerliche Kühle und die Feuchtigkeit ihren höchsten Stand erreicht hatten, schnell die Feuchtigkeit ab, die Wärme zu, wobei sich eine üppige Entwicklung des Laubwaldes, der während des Höhepunktes der Periode, vorzüglich im Westen und Norden, ohne Zweifel unter der Ungunst der Klimas sehr gelitten hatte, einstellte, während auf die Klimax der zweiten kühlen Periode nicht eine solche üppige Entwicklung des Laubwaldes folgte, weil die Wärme nicht wieder so bedeutend zunahm wie nach der Klimax der ersten kühlen Periode, und vorzüglich, weil sich die Fichte, welche sich schon seit der Klimax der zweiten heissen Periode weit im Gebiete der Laubbäume ausgebreitet und diese verdrängt hatte, jetzt, nachdem sie während des kühlsten Abschnittes der zweiten kühlen

Periode auch unter der Ungunst des Klimas gelitten hatte, wieder, und zwar viel energischer als die Laubbäume, ausbreitete. Einen weiteren Grund für die Anschauung der skandinavischen Geologen und Pflanzengeographen über die klimatischen Verhältnisse der ersten kühlen Periode bildet das Vorkommen von Schalen zweier Muschelarten, Tapes decussata und Pholas candida, in aus der Zeit der postglacialen Senkung des Ostseegebietes herstammenden Muschelbänken der Westküste Skandinaviens. Von diesen Arten lebt die zweite gar nicht mehr, die erste nur in sehr unbedeutender Verbreitung, und zwar bei Bergen, an der Westküste Skandinaviens (vgl. Blytt, Die Theorie u. s. w., a. a. O. S. 23 sowie Zur Geschichte u. s. w., a. a. O. S. 11 und De Geer, Om Sk. geogr. utvecklg u.s.w. S. 121—122); beide sind Bewohner wärmerer Meere. Aber auch in den Muschelbänken der Westküste Schottlands, deren Bildung nach Geikie in die Zeit der postglacialen Senkung Skandinaviens fällt, kommen Schalen von Tieren vor, welche gegenwärtig nur in wärmeren Meeren leben, und trotzdem bestanden zur Zeit der Bildung dieser Bänke, wie Geikie nachgewiesen hat, in den Gebirgen Schottlands Gletscher, welche bis zur Seeküste hinabreichten. Geikie hält es nun auch für sehr wahrscheinlich, dass damals auch auf der skandinavischen Halbinsel die Gletscher eine grössere Ausdehnung besassen als in der Gegenwart und sieht (vgl. S. 163), aber wie ich glaube mit Unrecht, die Gletscher der epiglacialen Epoche Hansen's (vgl. S. 43 u. 158, Anm. 33) als Gebilde dieses Zeitabschnittes an, in den er auch die Entstehung der inneren postglacialen Moränen der Alpen verlegt (vgl. Great Ice Age, 3. Aufl. S. 492—494, 787). Die Existenz so bedeutender Gletscher, wie sie wenigstens für Schottland aus diesem Zeitabschnitte nachgewiesen sind, muss aber mit einer Depression der Temperatur des Sommers unter das heutige Mass verbunden gewesen sein, es müsste denn die Temperatur im Beginne des Zeitabschnittes weit über das heutige Mass erhöht worden sein; für eine solche Erhöhung spricht aber nichts. (Auch Munthe, Studien über ältere Quartärablagerungen im südbaltischen Gebiete, Bull. of the geol. Inst. of the University of Upsala 3. Bd. 1896—97 (1898) S. 27—114 (33), scheint an ein Kühlerwerden des Sommerklimas während der ersten — und zweiten — kühlen Periode zu denken; er spricht sich aber darüber nicht deutlich aus, er spricht

nur von „unbedeutenden klimatischen Veränderungen" während jener Zeitabschnitte). Wenn nun auch die Lufttemperatur Skandinaviens während des Sommers in der Zeit der Klimax der Litorinasenkung nicht unwesentlich niedriger als in der Gegenwart war, so kann trotzdem die Temperatur der die Westküste der skandinavischen Halbinsel bespülenden Meere damals bedeutender als jetzt gewesen sein und es können damals sehr wohl die erwähnten empfindlichen Muschelarten in ihnen gelebt haben, zumal ihr Salzgehalt wahrscheinlich viel bedeutender als gegenwärtig war.

Abweichend von den Sommern, waren die Winter der kühlen Periode, wie bereits oben gesagt wurde, nicht kühler sondern wohl selbst während der Klimax der Periode wärmer als diejenigen der Gegenwart. Wenn dies nicht der Fall gewesen wäre, so würden sich die Laubwälder nicht schon so bald nach dem Höhepunkte der Periode, während welches ihre Entwicklung in Folge der niedrigen Sommertemperatur und der bedeutenden Niederschläge zweifellos, vorzüglich im Westen und Norden, keine üppige war, so bedeutend haben ausbreiten können, und es würden sich die gegen niedere Wintertemperaturen sehr empfindlichen Formen der vierten Gruppe nicht haben ansiedeln können.

287. (117) De Geer, Om Skand. geogr. utveckl. S. 133—134 u. 136 sowie Karte 6.

288. (117) Ueber den Umfang des Litorinameeres zur Zeit der tiefsten Senkung des Ostseegebietes vgl. De Geer, a. a. O. S. 130—136 und Karte 6.

289. (117) Ueber den Salzgehalt des Litorinameeres — und der heutigen Ostsee — vgl. Munthe, Preliminary report etc., a. a. O. S. 6—10 sowie Karte 1.

290. (117) Vgl. Munthe, a. a. O. S. 12—13.

291. (117) Nach De Geer's Ansicht (a. a. O. S. 137—138 u. 146) ist die Hauptursache des grösseren Salzgehaltes des Ostseewassers in damaliger Zeit darin zu suchen, dass infolge der damaligen grösseren Breite des nordjütischen Aalborgsundes mehr Salzwasser als jetzt in den westlichen und südlichen Teil des Kattegats und von dort, vor Allem durch die Belte, in die Ostsee eindringen konnte. Er glaubt, dass während der Litorinasenkung sowohl der Öresund als auch die Belte weder soviel tiefer noch soviel breiter als gegenwärtig waren, dass

hierdurch der damalige grössere Salzgehalt des Ostseewassers erklärt werden könne (vgl. hierzu Munthe, a. a. O. S. 12). Auch Andersson (Sv. växtv. hist. S. 50—52 u. 83 [474 u. 504]) ist der Ansicht, dass infolge der grösseren Breite und Tiefe des jetzigen Limfjordes während des Hochstandes des Litorinameeres — vom Golfstrome — stärker salzhaltiges und ausserdem auch wärmeres Wasser als gegenwärtig in das Kattegat — wie das damalige Vorkommen der südlichen Tapes- und Pholas-Arten in diesem beweist — und von dort in die Ostsee eindrang, und dass infolgedessen das Klima der angrenzenden Länder insularer und wärmer als gegenwärtig war. Als Beweis dafür, dass ein Arm des Golfstroms den Limfjord durchströmte, führt er an (vgl. auch Växtpaleontologiska undersökningar af svenska torfmossar 2., Bih. till k. Sv. Vet.-Akad. Handlingar 18. Bd. 3. Abt. Nr. 8 (1893) S. 40), dass die Samen einer westindischen Leguminose, *Entada gigalobium*, welche jetzt durch den Golfstrom recht häufig an die Küsten von Westnorwegen und Spitzbergen geführt werden, zweimal in den Torfmooren der Insel Tjörn an der Küste Bohusläns gefunden worden sind.

292. (117) Nach dieser hat das Meer seinen Namen erhalten.

293. (117) Vgl. De Geer, a. a. O. S. 124 und Munthe, De yngsta skedena S. 17. Heute geht sie (vgl. Munthe, Anmärkningar med anledning af V. Madsens uppsats „Om Rissoa parva Da Costa og andre postglaciale mollusker på Åland“, Geol. För. Förh. 15. Bd. (1893) S. 65—70 (67) sowie Preliminary report u.s.w., a. a. O. S. 9 und Karte 1) nach Osten nicht über Arkona auf Rügen hinaus, während die andere in der Ostsee lebende Art dieser Gattung, L. rudis var. tenebrosa, welche in der Litorinazeit im nördlichsten Teile des Bottnischen Busens vorkam, nach Osten bis zur Linie Rügen-Bornholm geht.

294. (117) Auch in der Nordsee und im atlantischen Ozeane fanden damals Wanderungen von Mollusken nach Norden statt, vgl. De Geer, a. a. O. S. 124—125.

295. (117) Auch Blytt nimmt, wie Eingangs bereits dargelegt wurde, an, dass sich an die erste kühle Periode eine zweite trockene Periode anschloss, welche er als subboreale Periode bezeichnet (vgl. auch Anm. 337). Nach Sernander's Ansicht (Skand. växtv. utv. S. 19 sowie Om Litorinatidens klimat och vegetation, a. a. O. S. 351) war das Klima dieser trockenen Periode fortdauernd warm wie in der atlantischen Periode.

296. (118) Wahrscheinlich wurde der Boden des Kalmarsundes, wenigstens in dessen mittleren Teile, wo dieser meist noch nicht eine Tiefe von 20 m erreicht, über den Meeresspiegel gehoben, sodass die Insel Oeland wieder in Verbindung mit der Halbinsel trat. Auch zwischen Gotland, welches wahrscheinlich mit Lilla und Stora Karlsö verbunden wurde, Fårö und Gotska Sandön bildete sich vielleicht wieder eine Landbrücke aus; allerdings senkt sich der Wall zwischen Fårö und Gotska Sandön auf einer kurzen Strecke unter 40 m (vgl. auch S. 134 u. 239).

297. (118) Wahrscheinlich wurden aber der Boden des Oeresundes und der Belte sowie die Schwellen im Ostseebecken östlich von diesen Meeresstrassen soweit gehoben, dass viel weniger Salzwasser als gegenwärtig in die Ostsee einzuströmen und das eingeströmte sich nicht weit nach Osten und Norden auszubreiten vermochte. Infolgedessen zogen sich wohl die an einen höheren Salzgehalt des Wassers angepassten der heute die Ostsee bewohnenden Tiere noch weit über ihre heutigen Ostgrenzen nach Westen zurück, manche von ihnen verschwanden wohl sogar vollständig aus der Ostsee. Damals sind vielleicht einige Süsswasserconchylien, darunter Limnaea ovata, in die Ostsee eingewandert, welche sich später, nach Wiedereindringen stärker salzhaltigen Wassers, an höheren Salzgehalt angepasst und bis zur Gegenwart in der Ostsee erhalten haben.

Im Gegensatze zu der hier vorgetragenen Ansicht nehmen die skandinavischen Geologen und Pflanzengeographen an, dass die heutige Ostsee direkt aus dem Litorinameere durch allmähliche ganz gleich- und regelmässige Verkleinerung seines Umfanges und Abnahme seines Salzgehaltes hervorgegangen sei (vgl. De Geer, Om Skand. geogr. utveckl. S. 145, Munthe, De yngsta skedena u. s. w. S. 17, Sernander, Sk. växtv. utveckl. S. 21, Studier öfv. d. gotl. veget. utveckl. S. 13—14, Sernander u. Kjellmark, Eine Torfmooruntersuchung aus dem nördlichen Nerike, a. a. O. S. 336, sowie Blytt, Zur Geschichte u. s. w. a. a. O. S. 9—12).

298. (118) Auch Blytt nimmt, wie bereits angegeben wurde, eine zweite feuchte Periode an, welche er als subatlantische Periode bezeichnet. Nach Sernander's Ansicht (Sk. växt. utveckl. S. 19, vgl. auch Om s. k. glaciala relikter, Bot. Not. 1894 S. 185—201 (189) sowie

Sernander u. Kjellmark, Eine Torfmooruntersuchung a. d. nördl. Nerike, a. a. O. S. 336) trat während dieser Periode eine Klimaverschlechterung ein, welche die Vegetationsgrenzen ungefähr gleich stark zurückschob, wie sie die atlantische Periode vorgeschoben hatte. Die Fichte breitete sich damals weit aus und trug sehr viel zur Zerstörung und Zersplitterung der Gebiete der südlichen Formen bei.

299. (118) Skandinavien war ohne Zweifel damals bedeutend gesunken, sodass die Ostsee einen grösseren Umfang als gegenwärtig besass. Es drang auch wieder mehr Salzwasser als in der zweiten heissen Periode in die Ostsee ein, und damit wanderten wahrscheinlich einige der an stärkeren Salzgehalt des Wassers angepassten Tiere des Litorinameeres, welche während jener Periode ausgestorben waren, von neuem in diese ein, während sich andere in ihr wieder ausbreiteten; wahrscheinlich drangen beide über ihre heutigen Grenzen hinaus nach Osten und Norden vor. Die Ablagerungen dieser Periode werden von den Geologen wohl als aus der Zeit der Litorinasenkung und dem Anfange der Litorinahebung herstammend angesehen. Wahrscheinlich waren während dieser Periode auch die Gletscher Skandinaviens grösser als in der Gegenwart und solche vielfach in Gegenden vorhanden, denen sie gegenwärtig fehlen. Für Schottland hat Geikie (Great Ice Age S. 612) das damalige Vorhandensein von wenigen und kleinen Gletschern nachgewiesen.

300. (118) Das skandinavische Gebiet hat sich während dieser Zeit wieder gehoben und ist noch gegenwärtig in Hebung begriffen; in den letzten Jahrhunderten war die Hebung bedeutender als vorher (vgl. De Geer, Om Skand. geogr. utv. S. 149 sowie Munthe, De yngsta skedena S. 18). Im Gegensatze hierzu haben sich die Südküsten der Nord- und Ostsee, zum Teil weit, unter den Meeresspiegel gesenkt; seit zwei Jahrhunderten scheint jedoch keine bemerkenswerte Senkung mehr stattgefunden zu haben; vgl. De Geer, a. a. O. S. 134, 136, 147 bis 149, welcher, wie bereits angegeben (vgl. S. 233), diese Hebungen und Senkungen in die Zeit zwischen dem höchsten Stande des Litorinameeres und der Gegenwart verlegt und als die letzten Krustenbewegungen im Gebiete der Ostsee ansieht. Erst in dieser Zeit scheint *Mya arenaria* in das Ostseegebiet eingewandert zu sein; sie fehlt in diesem in allen Küstenablagerungen, welche oberhalb der

heutigen Küstenlinie liegen; nur im westlichen Skandinavien scheint sie in Strandwällen oberhalb der heutigen Küstenlinie vorzukommen, vgl. NATHORST, Om Skånes nivåförändringar, Geol. För. Förh. 1. Bd. (1872—74) S. 281—294 (281), MUNTHE, Preliminary report u. s. w., a. a. O. S. 14 sowie DE GEER, Om Skand. geogr. utveckl. S. 123 u. 150.

301. (119) Nach BLYTT ist die Jetztzeit wesentlich trockener als der vorausgehende Zeitabschnitt, seine subatlantische Periode. Dasselbe nehmen zahlreiche andere Forscher an, z. B. HJELT, HULT und KIHLMAN für Skandinavien und Finnland, STEENSTRUP und VAUPELL für Dänemark, GEIKIE und KINAHAN für die britischen Inseln, vgl. BLYTT, Om de fytogeografiske u. s. w., a. a. O. S. 24 u. f., Zur Geschichte u. s. w., a. a. O. S. 6—7 sowie Ueber zwei Kalktuffbildungen u. s. w., a. a. O. S. 2, 11 u. 15. Nach SERNANDER's Ansicht (Sk. växtv. utveckl. S. 19) rücken in der Jetztzeit infolge einer Klimabesserung die südlichen Formen wieder nach Norden vor, während sich die nördlichen dorthin zurückziehen, „kvarlämnande s. k. glaciala pseudorelikter". Nach ANDERSSON's Ansicht (Sv. växtv. histor. S. 83 [504] u. f., vgl. auch Om de växtgeografiska och växtpaleontologiska stöden u. s. w., a. a. O. S. 535 bis 536) dagegen trat im Verlaufe der Litorinahebung, also gegen Ausgang der ersten kühlen Periode oder im Beginne der zweiten heissen Periode, eine Verschlechterung des Klimas ein, welche noch anhält. Er schliesst dies daraus, dass die Höhen- oder Polargrenzen vieler Arten gegenwärtig viel tiefer oder südlicher verlaufen als in früherer Zeit. Dies kann nicht durch die Annahme einer fortgesetzten Hebung des Landes oder bedeutender Eingriffe des Menschen, welches beides allerdings daran Anteil hat, sondern nur durch die Annahme einer Klimaverschlechterung genügend erklärt werden. Wahrscheinlich war die mittlere Jahrestemperatur vor Beginn dieser Klimaverschlechterung ungefähr 2° höher als jetzt. Einen anderen Beweis dafür, dass das Klima rauher geworden ist, sieht ANDERSSON, wie bereits gesagt wurde, darin, dass sich manche Einwanderer der kalten Periode auf dem Boden des Litorinameeres nach seiner Hebung ausgebreitet haben. Auf das Irrtümliche dieser Ansicht wurde bereits oben (S. 75) hingewiesen.

302. (119) Selbstverständlich so weit sie natürlich, nicht erst künstlich durch den Kulturmenschen geschaffen sind.

303. (121) Die Bedeutung dieses Umstandes für die Verkleinerung der Gebiete der Einwanderer der ersten heissen Periode lässt sich jetzt vielfach nicht mehr vollständig erkennen, da die Konkurrenten in der Folgezeit ihre Bedeutung zum Teil wieder eingebüsst haben.

304. (121) Vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 313 bis 315 [85—87].

305. (121) Vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke d. Saalebezirkes S. 69—71.

306. (122) Vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 376 [148] u. f.

307. (124) Auch *Globularia vulgaris*, welche, wie wir gesehen haben, ebenfalls von Grossbritannien eingewandert ist, deren Anforderungen an die umgebende Natur, vorzüglich an Klima und Boden, wohl denjenigen der beiden *Helianthemum*-Formen gleichen, und deren Ausbreitung wahrscheinlich nicht, wenigstens nicht wesentlich, schneller als diejenige dieser beiden vor sich gehen konnte, ist sowohl nach Oeland als auch nach Gotland gelangt; sie hat sich auf beiden erhalten.

308. (126) In den russischen Ostseeprovinzen besitzt sie nur eine sehr unbedeutende Verbreitung — sie wächst hier nach Lehmann (a. a. O. S. 231) nur in Livland —; im Gouv. St. Petersburg und in Finnland fehlt sie vollständig.

309. (126) Nach Ascherson und Gräbner, Flora d. nordostd. Flachlandes S. 610.

310. (127) Vgl. Lange, a. a. O. S. 409.

311. (127) Nach Krause, Mecklenburgische Flora (1893) S. 201, ist sie hierhin jedoch nur verschleppt.

312. (127) Nach Ascherson u. Gräbner, a. a. O. S. 662.

313. (127) Ich finde sie angegeben aus der Umgebung von Paris (vgl. Boreau, Flore du Centre de la France 3. Aufl. 2. Bd. (1857) S. 310 sowie Bonnier u. Layens, Nouvelle flore des environs de Paris 2. Aufl. (1887) S. 77 z. B. bei Fontainebleau), aus den Dép. Ain, Gard, Lozère (vgl. Lamotte, Prodrome de la flore du plateau central de la France (1881) S. 371 und Saint-Lager, Catalogue des plantes vascul. de la flore du bassin du Rhône (1883) S. 351) und l'Aveyron (vgl. Bras,

Catalogue des plantes vascul. du dép. de l'Aveyron (1877) S. 217) sowie aus den Ost- und Centralpyrenäen (vgl. SAINT-LAGER, a. a. O.).

314. (128) Merkwürdiger Weise gehören, wie bereits oben (Anm. 54 S. 194) gesagt wurde, die Pflanzen Westergötlands zu zwei verschiedenen morphologischen Formen.

315. (128) An einen Transport durch Säugetiere, welche die Ostsee durchschwammen oder im Winter deren Eisdecke überschritten, lässt sich, wie bereits dargelegt, nicht denken.

316. (129) Selbst gegenwärtig scheinen für dies Gras die Verhältnisse hier sehr wenig günstig zu sein, denn nach E. FRIES [Växternas fäderneslaand, Botaniska Utflygter 1. Bd. 2. Aufl. (1853) S. 87 bis 122 (113)] „saknar vissa år alldeles blommor". Dies Verhalten des Grases bestärkt mich in meiner Ansicht, dass es hier nur verwildert ist.

317. (129) Vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 356—358 [128—130].

318. (129) Strichweise fehlt sie, so z. B. im südwestlichen Södermanland, Bot. Notiser 1891 S. 98.

319. (129) Aber nicht mehr im nördlichen Teile Uplands, vgl. Bot. Not. 1888 S. 246; dagegen nach P. OLSSON (Växtgeografiska anteckningar, hufvudsakligen rörande Jemtlands flora, Bot. Not. 1881 S. 41 bis 48 (44), bei Oviken in Jemtland sowie nach dessen Anteckningar till de Jemtland angränsande provinsernas flora, ebendas. 1884 S. 178 bis 181 (179), bei Sundsvall in Medelpad.

320. (129) Vgl. PRAHL, Kritische Flora d. Prov. Schleswig-Holstein 2. T. (1890) S. 2. Westlich von der unteren Elbe scheint sie in Deutschland vollständig zu fehlen. Ihre Westgrenze verläuft hier vom Fallsteine über Neuhaldensleben, Calvörde, Klötze, Lüchow, Bleckede, Boizenburg, Lauenburg nach Bergedorf.

321. (129) Sie wächst im Wesergebiete an verschiedenen Stellen des Allergebietes, z. B. ausser in Braunschweig und bei Hannover bei Gifhorn, Hudemühlen und Verden, von dort längs der Weser bis unterhalb Bremen sowie im Gebiete der Wumme, im Emsgebiete mehrfach im Busen von Münster und in seinen nördlichen Randgebirgen, unterhalb Rheine wohl nur noch bei Meppen und ausserdem noch an

einigen Stellen westlich von der Ems im Rheingebiete, z. B. bei Burgsteinfurt.

322. (130) Nach Ascherson u. Gräbner, a. a. O. S. 330.

323. (130) Vgl. Lehmann, a. a. O. S. 298 (dagegen v. Herder, a. a. O. S. 9).

324. (130) Sie scheint in Russland nach Norden nicht über das Gouv. Mohilew hinauszugehen.

325. (130) Diese ist z. B. bei Alingsås in Westergötland verbreitet, vgl. Bot. Not. 1887, S. 53.

326. (131) Zwischen Skarpsno und Filipstad bei Christiania ist es vielleicht nur eingeschleppt, vgl. Blytt, Forhandlinger i Videnskabs-Selskabet i Christiania aar 1897 No. 2 (1897) S. 12—13.

327. (131) Vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 263 [35].

328. (131) Nach Prahl, a. a. O. S. 221—222.

329. (131) Auf dieser kommt sie nur noch in Schleswig-Holstein vor.

330. (131) Ihre Samen besitzen keine Einrichtungen für einen Transport durch Wind, Tiere oder Wasser. Sie kann nur schrittweise wandern.

331. (131) Zwischen der dänischen Landbrücke und den Weichselgegenden wächst sie an einigen Stellen bei Lübeck (hier nach Krause, Mecklenburgische Flora S. 53, aber erst seit 1869 bemerkt), in Mecklenburg (hier nach Krause „an Wegen neuerdings aufgetreten", doch war die eine der Wohnstätten (bei Demmin) nach Boll, Flora von Meklenburg (1860) S. 311, schon vor 1860 bekannt), Neu-Vorpommern, Vorpommern und Hinterpommern (nach Müller, Fl. v. Pommern (1898) S. 77 z. B. bei Pyritz).

332. (132) Von den britischen Inseln ist sie schwerlich nach Skandinavien gewandert, heute kommt sie auf jenen nicht mehr vor; auch in Frankreich besitzen an höhere Wärme angepasste Individuengruppen nur eine sehr unbedeutende Verbreitung.

333. (132) Allerdings ist es nicht ganz unmöglich, dass sich *Allium fallax* während des heissesten Abschnittes der Periode im Weichselgebiete nicht mehr energisch auszubreiten vermochte.

334. (133) *Ranunculus illyricus* ist auf Oeland weit verbreitet (Sjöstrand, a. a. O. S. 480), fehlt aber dem übrigen Skandinavien;

Adonis vernalis wächst an einer Anzahl Oertlichkeiten auf Oeland und kommt in unbedeutender Verbreitung auf Gotland und Stora Karlsö vor (SJÖSTRAND, a. a. O. S. 482, JOHANSSON, a. a. O. S. 172); *Anemone silvestris* ist auf Gotland (nebst Fårö) recht weit, auf Oeland dagegen nur wenig verbreitet (SJÖSTRAND, a. a. O. S. 481, JOHANSSON, a. a. O. S. 171); *Aster Linosyris* ist auf Oeland recht verbreitet und wurde ausserdem nur auf Gotland, Lilla und Stora Karlsö in sehr unbedeutender Verbreitung beobachtet (SJÖSTRAND, S. 465, JOHANSSON, S. 119).

335. (133) Bei manchen Formen, vorzüglich solchen der grossen Ostseeinseln, lässt sich schon daraus, dass ein mehr oder weniger grosser Teil ihrer heutigen Wohnstätten unter der Maximalgrenze des Litorinameeres liegt, erkennen, dass sie sich einen Teil ihres heutigen Gebietes erst nach dem Höhepunkte der ersten kühlen Periode erworben haben können; zu diesen Formen gehört z. B. *Anemone silvestris*, vgl. SERNANDER, Studier öfv. d. gotl. veget. utv. S. 85, JOHANSSON, a. a. O.

336. (134) Für eine Landverbindung zwischen Oeland und der skandinavischen Halbinsel in dieser Zeit spricht meines Erachtens das Vorkommen von *Carex obtusata*, welche nur schrittweise wandern kann, auf Oeland und bei Åhus in Schonen; es ist jedoch auch denkbar, dass diese während der kühlen Periode an beiden Stellen gelebt hat. Das Gleiche lässt sich bei *Oxytropis campestris* annehmen, welche auf Oeland und in Småland vorkommt und sich wie die soeben genannte Art erst während der ersten heissen Periode an höhere Sommerwärme angepasst hat. Für eine Landverbindung zwischen Gotland und Sandön spricht das Vorkommen der zuletzt genannten Art sowie das von *Oxytropis pilosa* auf beiden Inseln. Es ist wenig wahrscheinlich, dass beide Gewächse während des Hochstandes des Litorinameeres auf der damals zum grössten Teile vom Meere bedeckten Sandön gelebt haben; wenn sie aber erst nach Rückzug des Litorinameeres dorthin gelangt sind, so kann dies nur durch schrittweise Wanderung, also nur von Gotland aus auf einer Landbrücke, geschehen sein.

337. (134) Er verlegt in diese Periode ausser der Einwanderung zahlreicher anderer Formen (vgl. Die Theorie u. s. w., a. a. O. S. 184) auch diejenige von *Trifolium montanum L.* und *Ononis campestris Kch.* (*spinosa* d. deutsch. Aut., L.'s z. T.) in Norwegen (vgl. Om de fyto-

geografiske og fytopalaeontologiske grunde forat antage klimatvexlinger under kvartärtiden, a. a. O. S. 6—7 sowie Zur Geschichte der Nordeuropäischen, besonders der Norwegischen Flora, a. a. O. S. 17—18). *Trifolium montanum* wächst in Norwegen nur auf der Insel Hovedöen bei Christiania, hier aber in Menge. Auf dieser Insel kann es sich nach Blytt's Ansicht erst während der postglacialen Hebung angesiedelt haben, da jene während des Maximums der Senkung vom Meere bedeckt war. Seine nächsten Wohnstätten befinden sich in den schwedischen Landschaften Westmanland, Nerike, Westergötland und Halland. Die Art müsste somit, falls sie nicht während der zweiten heissen Periode an einer oder mehreren Stellen zwischen ihrer heutigen norwegischen Wohnstätte und den genannten schwedischen Landschaften, von denen sie später verschwunden ist, gelebt hätte und von diesen in Norwegen eingewandert wäre, bei ihrer Einwanderung eine Strecke von mindestens 200 km zurückgelegt haben. Da ihre Wanderung wohl nur schrittweise oder höchstens schrittweise und in kleinen Sprüngen vor sich gegangen sein könnte, weil ihre Samen weder Einrichtungen besitzen, durch welche sie sich Tieren anheften können, noch solche, welche einen Transport durch den Wind erleichtern, und weil sie an Oertlichkeiten wächst, an denen sich nur selten Gelegenheit bietet, dass sich ihre Samen, in nasse zähe Bodenmasse eingebettet, Tieren, vorzüglich Vögeln, anheften können, und wo sich auch nur selten Tiere aufhalten, welche weitere Wanderungen unternehmen, und da sie nur auf trockenem nicht oder nur wenig beschattetem Boden zu wachsen vermag, so müssten also waldfreie und auch nicht mit hohen und dichten Gebüschen und Kräuterbeständen bedeckte Striche oder lichte Eichen- und Kiefernwälder (auch in diesen vermag sie zu wachsen) ununterbrochen von ihren schwedischen Wohnstätten bis nach ihrer heutigen norwegischen Wohnstätte auf der Insel Hovedöen vorhanden gewesen sein. (Für eine schrittweise Wanderung der Form nach Norwegen spricht auch der Umstand, dass dort auf ihr ein Rostpilz, Uromyces minor, wächst, welcher der Art eigentümlich ist (vgl. Blytt, Om de fytogeografiske u. s. w. S. 7), doch kann diese Wanderung natürlich auch in der ersten heissen Periode stattgefunden haben.) Noch bedeutender ist die Lücke, welche das skandinavische Gebiet der anderen genannten Papilionacee,

Ononis campestris, besitzt. Sie kommt in Norwegen auf der der soeben genannten Insel benachbarten Insel Ulvöen sowie bei Langesund (Blytt, Forh. i Vidensk.-Selsk. i Christiania 1886 No. 7 (1886 bezw. 1887) S. 32 und 1893 No. 5 (1893 bezw. 1894) S. 7), in Schweden erst in Halland (Bot. Not. 1882 S. 16, vgl. dazu aber die Bemerkungen auf S. 101—102) und Schonen vor. Auch in Jütland scheint sie nur im Süden zu wachsen. Auch sie vermag nur schrittweise zu wandern — ihre Samen sind viel grösser als diejenigen von *Trifolium montanum L.* — und nur an ganz unbeschatteten oder wenig beschatteten Stellen zu wachsen. Ich halte es auf Grund meiner Untersuchung der Wanderungen, welche in Deutschland während der zweiten heissen Periode stattgefunden haben, wo wohl nur Formen, welche Sandboden bewohnen und im Kiefernwalde zu leben vermögen [z. B. *Jurinea cyanoides (DC.)*], und zwar in den ausgedehnten Sandgebieten des Ostens (einschliesslich des Elbegebietes) und Südens, schrittweise Wanderungen von etwas über 100 km Länge in einer Richtung ausgeführt haben, für ganz unmöglich, dass die beiden Formen damals Gebiete von der Ausdehnung ihrer heutigen Lücken schrittweise durchwandert haben; und auf Grund meiner Untersuchung der Veränderungen, welche die Gebiete der Formen der zweiten und dritten Gruppe in Deutschland während der zweiten kühlen Periode erfuhren, halte ich es für ebenso unmöglich, dass die beiden Formen in der zweiten kühlen Periode in dem Gebiete ihrer grossen skandinavischen Lücken ausgestorben sind. Ich möchte deshalb annehmen, dass entweder die Formen sich während der ersten kühlen Periode in der Nähe der genannten norwegischen Wohnplätze an höher gelegenen, nicht vom Meere bedeckten Oertlichkeiten, an denen sie später, vielleicht durch die Kultur oder durch die Ausbreitung der Fichte — vielleicht waren ihre Wohnstätten Eichenwälder, welche von der Fichte zersprengt wurden —, vernichtet wurden, erhalten haben und von diesen in der zweiten heissen Periode nach ihren heutigen norwegischen Wohnplätzen gewandert sind, oder dass ihre heutigen norwegischen Wohnstätten — bei *Ononis* wenigstens eine derselben — während der postglacialen Senkung nicht vollständig vom Meere bedeckt wurden, sodass sie sich an ihnen erhalten konnten (nach Blytt, Zur Geschichte u. s. w. S. 18, soll *Ononis* allerdings auf Ulvöen 15—25 m ü. M. und bei

Langesund kaum besonders viel höher wachsen, während das postglaciale Meer 50 m höher als dasjenige der Gegenwart stand). Wenn sich aber diese beiden Papilionaceen in Südnorwegen oder doch im unmittelbar angrenzenden Schweden erhalten haben, so können sich auch noch zahlreiche andere oder sogar die meisten von den gegenwärtig in Norwegen auf das Silurgebiet des Südens beschränkten Formen, welche Blytt's subboreale Gruppe bilden und nach dessen Meinung sämtlich in der zweiten heissen Periode in Norwegen — aus grösserer Entfernung — eingewandert sind (eine Liste dieser Arten findet sich in Die Theorie u. s. w. S. 184, von den besprochenen gehören ausser den beiden soeben behandelten Papilionaceen auch *Pulsatilla pratensis, Hutchinsia petraea* und *Coronilla Emerus* zu ihr), dort erhalten haben (vgl. hierzu auch Hansen, Strandlinje-studier, a. a. O. S. 132—133 sowie ders., Om beliggenheten av braeskillet u. s. w., a. a. O. S. 167). Wenn nun aber auch die Wanderungen während der zweiten heissen Periode viel unbedeutender waren als Blytt annahm, so darf doch nicht (wie dies von verschiedenen Forschern, z. B. von Hult, Mossfloran i trakterna mellan Aavasaksa och Pallastunturit, Acta soc. pro fauna et flora fennica 3. Bd. No. 1. (1886) S. 63 u. f., auf Grund seiner Untersuchung der Moosflora von Finnisch-Norrbotten, geschehen ist) bezweifelt werden, dass diese Periode wirklich vorhanden war und dass sich während derselben die Einwanderer der ersten heissen Periode, welche die erste kühle Periode überlebt hatten, nicht unbedeutend ausgebreitet haben.

338. (135) Auch nasse Stellen bewohnende Formen konnten sich recht weit ausbreiten, da selbst im heissesten Abschnitte der zweiten heissen Periode in den meisten Gegenden für sie geeignete Oertlichkeiten erhalten blieben; zu den Formen, welche sich damals ausbreiteten, gehört z. B. *Sisymbrium supinum L.* (vgl. S. 81—83).

339. (136) Das Wärmebedürfnis der einzelnen Individuengruppen hat sich während der zweiten kühlen Periode offenbar vermindert, sodass diese jetzt schon bei geringerer Sommerwärme zur üppigen Entwicklung gelangen als in der zweiten heissen Periode.

III.

1. (137) Bezüglich der Verbreitung dieser Form vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 422—424 [194—196] und 431—432 [203 bis 204].

2. (137) In Schweden wächst sie sonst noch in Småland, Schonen und Halland; in Norwegen kommt sie in Bergens Stift (vgl. Forh. i Vidensk.-Selsk. i Christiania, 1892 No. 3 (1892 bezw. 1893) S. 19) vor.

3. (138) Die Verbreitung der beiden zuletzt genannten Formen ist Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 424 [196] u. f. dargestellt (bei der Darstellung der Verbreitung von *Heleocharis* auf S. 425 [197] muss es statt „in“ „bis“ Upland heissen); *Scirpus fluitans* wächst nach HARTMAN in Halland, Småland, Oestergötland und Wermland.

4. (139) Bezügl. seiner Verbreitung vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 426—427 [198—199] u. 432 [204].

5. (139) Vgl. Grundzüge S. 74 u. f. In Skandinavien ist sie nur in Halland beobachtet worden.

6. (139) Auch ANDERSSON nimmt eine solche Einwanderung an, aber auch für *Sedum anglicum*, welches nach meiner Meinung direkt von den britischen Inseln über das Meer nach Norwegen gelangt ist.

7. (140) Dies nimmt wohl auch SERNANDER (Sk. växtv. utveckl. S. 18—19 sowie Om Litorina-tidens klimat och vegetation, a. a. O. S. 370) an. ANDERSSON jedoch (Sv. växtv. histor. S. 41 [466]) behauptet, dass die erste uralte Flora derjenigen Sumpf- und Wasserpflanzen, die in den frühesten Epochen der skandinavischen Vegetation die Niederungen und die offenen Gewässer bewohnten, nur ungefähr in der Zeit, in welcher in Süd-Skandinavien die Kiefer als waldbildender Baum von der Eiche verdrängt wurde, eine umfangreichere Verstärkung erhalten habe. Dieser Zeitabschnitt würde ungefähr mit dem Beginne der heissen Periode zusammenfallen. In die Zeit der Litorinasenkung verlegt ANDERSSON (a. a. O. S. 50—54 [473—475], vgl. SERNANDER, Litorina-tidens u. s. w. S. 369—371) nur die Einwanderung von Arten wie *Sedum anglicum Huds.*, *Hypericum pulchrum L.*, *Ilex Aquifolium L.* und *Digitalis purpurea L.*, welche er als *Ilex*-Flora bezeichnet. Wie bereits oben gesagt wurde, ist diese Flora nach seiner Meinung über die dänische Landbrücke nach

Skandinavien gewandert. Als Ursache der Zersprengung der Gebiete dieser Formen sieht er das spätere allgemeine Sinken der Temperatur an, zu welchem noch lokal für die Küsten des Kattegats und des Skager Raks der infolge Abschlusses des Golfstromes kontinentaler gewordene Charakter des Klimas hinzukommt.

Durchaus nicht zu dieser Gruppe von Einwanderern sondern zur ersten Gruppe gehört das von Andersson wegen seines alleinigen Vorkommens im norwegischen Küstengebiete — an wenigen Stellen in Bergens Stift — zu ihr gerechnete *Meum athamanticum Jacq.* Auch Blytt hielt *Meum* früher (Die Theorie u. s. w. S. 183) für ein atlantisches Gewächs, also für einen Einwanderer der ersten kühlen Periode; später hat er seine Ansicht jedoch geändert und sieht es wohl mit Recht als ein in der kalten Periode aus den Alpen eingewandertes Gewächs an (vgl. Zur Geschichte u. s. w. S. 30). Möglicher Weise ist es in Norwegen jedoch garnicht einheimisch, sondern dort wie in Schweden nur verwildert (vgl. Blytt, Forh. i Vidensk.-Selsk. i Christiania 1886 No. 7 (1887) S. 21 sowie 1892 No. 3 (1893) S. 50). Auch in Deutschland tritt es wie einige andere Doldengewächse, welche früher in der Medizin, vorzüglich in der Veterinärmedizin, Verwendung fanden, mehrfach verwildert auf. Ebenso wie diese Dolde sind auch *Tilia grandifolia Ehrh.*, *Carpinus Betulus L.* und *Acer campestre L.* nicht, wie Andersson (a. a. O. S. 54 [476]) vermutet, ungefähr zu derselben Zeit wie die *Ilex*-Flora, also in späteren Abschnitten der Eichenperiode eingewandert. Sie sind, wie oben (S. 106) gesagt wurde, bereits früher, im Beginne der ersten heissen Periode, eingewandert. Reste von *Acer* sind bei Ystad in Schonen in einer vor dem Maximum der Litorinasenkung gebildeten Torfschicht gefunden worden.

8. (140) Grosse Lokalgebiete besitzen z. B. *Echinodorus* auf Oeland (Sjöstrand, S. 507) und Gotland (Johansson, S. 233—234), *Helosciadium inundatum* in Schonen, Småland und Halland u. s. w.; weniger ausgebreitet hat sich z. B. *Genista anglica* in Halland.

9. (140) Die gleiche Ansicht habe ich bezüglich der Einwanderung dieser Formen in das östlichere Mitteleuropa und ihrer Ausbreitung in diesem ausgesprochen, vgl. Entwickl. d. ph. Pflzdecke Mitteleur. S. 441 [213] u. f.

10. (141) Zu diesen Formen gehört vielleicht *Zannichellia polycarpa Nolte,* welche ausser in Ablagerungen des baltischen Eismeeres bei Kalmar von ANDERSSON (Om några växtfossil från Gotland, Geol. För. Förh. 17. Bd. (1895) S. 35—52 (39—41), vgl. auch dessen Sv. växtv. histor. S. 58 [480]) auch in der schon mehrfach erwähnten Ablagerung von Göstafs im Kirchspiele Fröjel auf Gotland gefunden wurde. Hier fanden sich ihre Früchte reichlich in dem untersten Teile der durch das Vorkommen von Resten an kaltes Klima angepasster Gewächse (z. B. *Salix polaris* und *Dryas octopetala*) ausgezeichneten Thonschicht; in deren oberem Teile sowie in der überliegenden Gyttja-Schicht scheinen sie aber zu fehlen. ANDERSSON glaubt, dass das Fehlen von *Zannichellia* im oberen Teile der Ablagerung nicht wie dasjenige der Formen, deren Reste sich mit den ihrigen zusammen im unteren Teile der Thonschicht finden, auf das Milderwerden des Klimas zurückgeführt werden darf, sondern dass es nur darauf beruhen kann, dass die Art in dem kleinen Becken, in welchem sich der Thon absetzte, schon wuchs, als dies noch ein Teil des baltischen Eismeeres war, und dass dessen Wasser nach seiner Isolierung vom Meere allmählich süss und damit für dieselbe, welche an Salzwasser angepasst war, unbewohnbar wurde. ANDERSSON glaubt, dass diese damals aus dem Ostseegebiete vollständig verschwand und dass sie in dieses erst in der Zeit der Litorinasenkung von der Westküste Skandinaviens wieder eingewandert ist. Es ist meines Erachtens möglich, dass die Aussüssung der Ostsee während der Ancyluszeit — in Verbindung mit den Aenderungen des Klimas des Ostseegebietes — die Ursache des frühzeitigen Verschwindens von *Zannichellia polycarpa* aus dem Ostseegebiete bildet, und dass diese erst wieder im Verlaufe der Litorinasenkung in die Ostsee eingewandert ist. Es ist meines Erachtens aber auch sehr wohl denkbar, dass die Art ursprünglich eine Bewohnerin des Süsswassers war, dass sie sich schon in der kalten Periode an das Leben im Salzwasser angepasst hatte, aber auch noch weiter im Süsswasser der Küstenländer und Inseln der Ostsee lebte, dass letztere Form später jedoch in Skandinavien, wenigstens auf Gotland, der für sie ungünstigen Klimaänderung erlag, sich aber anderswo in der Nähe der Ostsee — etwa in Dänemark, wo *Z. polycarpa* nach LANGE, Haandbog i den danske Flora 4. Aufl. (1886

bis 1888) S. 205, nur im Süsswasser vorkommen soll — erhielt, von hier in den Ancylussee einwanderte, sich in dessen Teilen erhielt und sich zum Teil vielleicht schon während dieser Zeit, hauptsächlich aber erst nach Einbruch des Litorinameeres, als die Art ausserdem aus der Nordsee einwanderte, an das Salzwasser anpasste. Ebenso wahrscheinlich erscheint mir jedoch die oben ausgesprochene Ansicht, dass sich Individuengruppen, welche im baltischen Eismeere wuchsen, während der Ancylusseezeit in mit Salzwasser erfüllten Teilen des Seees erhalten haben und sich, als die Ostsee wieder zu einem Teile des Ozeans wurde, von neuem ausgebreitet haben. Es gingen zwar die einzelnen Teile des Ancylusseees nicht sofort in das Litorinameer über, sondern vereinigten sich, wie bereits oben gesagt wurde, erst wieder zu einem grossen Süsswasserseee, doch war dessen Bestand wohl nur von kurzer Dauer; es ist somit denkbar, dass sich die Form während dieser Zeit im Süsswasser erhalten hat. Es besteht aber auch noch die Möglichkeit, dass sich *Zannichellia polycarpa* während der Ancyluszeit an das Leben im Süsswasser des Ancylusseees gewöhnt hat und sich nach Einbruch des Litorinameeres wieder an Salzwasser angepasst hat. Sie würde dann dem schon oben erwähnten Fische Cottus quadricornis gleichen, welcher bereits im baltischen Eismeere lebte. Dieser passte sich im Wettersee, als dieser im Ausgange der kalten Periode vom Ozeane abgesperrt wurde, an das Süsswasser an, änderte dabei sein Aussehen ein wenig (var. relicta Lillj.) und erhielt sich im See bis zur Gegenwart. Auch im Ancylussee vermochte er sich, wie seine Reste zeigen [NATHORST, Om en fossilförande leraflagring vid Skattmansö i Upland, Geol. För. Förh. 15. Bd. (1893) S. 539—587 (544—545, 569—573)], zu erhalten, auch hier änderte er damals sein Aussehen wie im Wettersee, nahm aber nach dem Wiedereindringen von Salzwasser in das Ostseebecken sein ursprüngliches Aussehen wieder an und erhielt sich in diesem Aussehen in der Ostsee nördlich von Gotland (CREDNER, Die Reliktenseeen I., a. a. O. S. 47) bis zur Gegenwart.

11. (142) Bezüglich des Alters des Kulturmenschen in Skandinavien vgl. ANDERSSON, Sv. växtv. hist. S. 89 [510] u. f. sowie KJELLMARK, Une trouvaille archéologique, faite dans une tourbière au nord de la Néricie, Bull. of the geol. Institution of the University of Upsala 3. Bd. 1896—1897 (1898) S. 14—26.

12. (143) In den folgenden Tabellen sind die Arten, welche die jetztzeitliche Flora Skandinaviens bilden (mit Ausnahme derjenigen der Gattungen *Rosa, Rubus, Euphrasia* und *Hieracium*), in systematischer Folge aufgezählt. Hinsichtlich der Begrenzung der Arten habe ich mich meist an HARTMAN's Handbok, 11. und 12. Aufl. 1. Heft, angeschlossen. Diejenigen von diesen Arten, welche durch den Menschen absichtlich oder unabsichtlich in Skandinavien eingeführt sind, jetzt aber dort in mehr oder weniger weiter Verbreitung ohne dessen Pflege — also wild — wachsen, sind durch einen vor den Namen gesetzten Stern (*) bezeichnet; diejenigen Arten, deren Einführung durch den Menschen zwar wahrscheinlich ist, sich aber nicht mit Bestimmtheit behaupten lässt, sind durch ein vorgesetztes Fragezeichen bezeichnet. Auch bei den meisten von denjenigen dieser letzten Arten, welche vielleicht nicht durch den Menschen eingeführt sind, ist die heutige Verbreitung in Skandinavien zum grössten Teile auf den Einfluss des Menschen zurückzuführen. Diejenigen Arten, welche sicher oder sehr wahrscheinlich unabhängig vom Menschen — spontan — nach Skandinavien gelangt sind, blieben ohne Bezeichnung.

Den spontanen Arten der skandinavischen Flora sind — in den Kol. I—III — Angaben über die Einwanderungszeit der Vorfahren ihrer gegenwärtig in Skandinavien lebenden Individuen beigefügt. Es bedeutet in Kol. I, 1: △ dass die Vorfahren sämtlicher gegenwärtig in Skandinavien lebender von Einwanderern der kalten Periode (hier wie im folgenden mit Ausschluss des Zeitabschnittes der Ancylussenkung) abstammender Individuen dieser Art dorthin eingewandert sind, bevor sich in ihrem engeren Einwanderungsgebiete oder in ihren engeren Einwanderungsgebieten die nordische Birke und die Kiefer ansiedelten — falls diese Bäume überhaupt dorthin gelangten —; — dass die Vorfahren der gegenwärtig in Skandinavien lebenden von Einwanderern der kalten Periode abstammenden Individuen dieser Art dorthin teils schon vor, teils gleichzeitig mit oder erst nach der Ansiedlung der genannten Bäume in ihren engeren Einwanderungsgebieten eingewandert sind; + dass die Einwanderung der Vorfahren sämtlicher gegenwärtig in Skandinavien lebender von Einwanderern der kalten Periode abstammender Individuen dieser Art dorthin erst gleichzeitig mit oder nach der Ansiedlung der genannten Bäume in ihren Ein-

wanderungsgebieten erfolgte; ⊙ dass es unentschieden bleiben muss, ob die Vorfahren der heute in Skandinavien lebenden Individuen dorthin erst gleichzeitig mit oder nach der Ansiedlung der genannten Bäume in ihren Einwanderungsgebieten oder auch schon vorher eingewandert sind; ? dass es zwar nicht sicher, aber doch wahrscheinlich ist, dass sämtliche oder ein Teil der Vorfahren der gegenwärtig in Skandinavien lebenden Individuen dieser Art dorthin in der kalten Periode eingewandert sind.

Diejenigen Arten, bei denen sich ein Teil oder sämtliche der heute vorhandenen Nachkommen der Einwanderer der kalten Periode (mit Ausschluss des Zeitabschnittes der Ancylussenkung) an höhere Wärme angepasst haben, sind in Kol. I, 2 mit + bezeichnet; diejenigen, bei denen dies zwar nicht sicher, aber mehr oder weniger wahrscheinlich ist, sind an dieser Stelle mit ? bezeichnet.

Es bedeutet in Kol. II: + dass die Vorfahren der gegenwärtig in Skandinavien lebenden von Einwanderern der ersten heissen Periode abstammenden Individuen dieser Art dorthin teils im ersten und dritten — oder nur in einem von diesen —, teils im zweiten Abschnitte der ersten heissen Periode eingewandert sind oder dass es zweifelhaft ist, in welchem Abschnitte der Periode ihre Einwanderung erfolgte; △ dass die Vorfahren der gegenwärtig in Skandinavien lebenden von Einwanderern der ersten heissen Periode abstammenden Individuen dorthin vorzüglich oder ausschliesslich im ersten und im letzten Abschnitte der heissen Periode oder in einem von diesen eingewandert sind; ♯ dass sie dorthin vorzüglich oder ausschliesslich im zweiten Abschnitte dieser Periode eingewandert sind; ? dass es zweifelhaft ist, ob die gegenwärtig in Skandinavien lebenden Individuen dieser Art sämtlich oder teilweise Nachkommen von Einwanderern der heissen Periode sind.

Es bedeutet in Kol. III, 1: + dass die Art wahrscheinlich in dem Zeitabschnitte der Ancylussenkung in Skandinavien eingewandert ist (die Nachkommen der meisten dieser Einwanderer sind aus dem östlichen Skandinavien wieder verschwunden); ? dass die Art vielleicht in genanntem Zeitabschnitte eingewandert ist.

Es bedeutet in Kol. III, 2: + dass Vorfahren von sämtlichen oder von einem Teile der gegenwärtig in Skandinavien lebenden Individuen dieser Art dorthin während der ersten kühlen Periode eingewandert

sind; ? dass es zweifelhaft ist, ob die gegenwärtig in Skandinavien lebenden Individuen der Art sämtlich oder teilweise Nachkommen von solchen Einwanderern sind.

Mehrere Arten mussten ohne Bezeichnung bleiben, da sich bei ihnen keine Ansicht über ihre Einwanderung in Skandinavien äussern liess.

In Kol. IV sind die Einwanderungszeiten der Arten der norwegischen Flora nach der Ansicht Blytt's eingetragen (vgl. Die Theorie u. s. w. S. 178 u. f. sowie Zur Geschichte u. s. w. S. 22 u. f.). Es bezeichnet: 1 die Einwanderer der arktischen Periode, 2 diejenigen der subarktischen Periode (im ursprünglichen Sinne), 3 diejenigen der borealen Periode, 4 diejenigen der atlantischen Periode, 5 diejenigen der subborealen Periode und 6 diejenigen der subatlantischen Periode. Erschien Blytt die Einwanderung in der betreffenden Periode zweifelhaft, so ist dies durch ein hinter die Ziffer gesetztes Fragezeichen angedeutet.

In Kol. V sind (meist nach Andersson) diejenigen Arten, von denen in während und nach der fünften kalten Periode entstandenen Ablagerungen Skandinaviens fossile Reste gefunden worden sind, durch * bezeichnet.

Kol. VI bildet das Register für die vorausgehende Darstellung. Bei häufig erwähnten Arten wurde nur auf die wichtigsten Stellen verwiesen.

Grössere Bemerkungen zu einzelnen Arten sind hinter den Tabellen zusammengestellt.

	I		II	III		IV	V	VI
	1	2		1	2			
Taxus baccata L. . . .	.	.	+	.	.	4	*	106
Juniperus communis L.[1]) .	—	+	+	+	+	2	*	
Picea Abies (L.)[2]) . . .	.	.	+	.	.	3?	*	15—16, 31, 95 u. f.
Pinus silvestris L.[3]) . . .	+	+	+	.	.	2	*	30, 107—108, 183, 186, 223
Typha latifolia L. . . .	.	.	+	+	+	6	.	
T. angustifolia L. . . .	.	.	+	?	+	6	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Sparganium minimum Fr.	⊙	+	+	+	+	.	*?	
	Sp. submuticum Hartm.[4])	△	?	.	.	.	1	.	
	Sp. Friesii Beurl.[5])	?	.	?	?	?	.	.	
	Sp. speirocephalum Neum.	.	.	.	.	.	.	.	
	Sp. simplex Huds.	⊙	+	+	+	+	.	.	
	Sp. affine Schnizl.	—	+	.	?	?	2	.	
	Sp. diversifolium Gräbn.[6])	.	.	.	.	.	.	.	
	Sp. glomeratum Laest.	.	.	.	.	.	.	.	
	Sp. ramosum Huds.[7])	+	+	+	+	+	.	*	
	Potamogeton natans L.[8])	—	+	+	+	+	.	*	
?	P. fluitans Rth.[9])	.	.	.	.	.	.	.	
	P. polygonifolius Pourr.	.	.	.	+	+	4	*?	
	P. plantagineus Du Croz	.	.	+	.	.	.	.	
	P. alpinus Balb.	—	+	+	+	+	2	*	
	P. lucens L.[10])	+	+	+	+	+	.	.	
	P. gramineus L.[11])	—	+	+	+	+	2	*	
	P. praelongus Wulf.	+	+	+	?	?	2	*	
	P. perfoliatus L.	—	+	+	+	+	2	*	
	P. densus L.[12])	.	.	.	.	+	.	.	
	P. crispus L.	.	.	+	+	+	.	*	
	P. zosterifolius Schum.	+	+	+	.	+	.	.	
	P. acutifolius Lk.	.	.	+	.	?	.	.	
	P. trichoides Cham. und Schlecht.[12])	.	.	.	.	.	.	.	
	P. obtusifolius M. u. K.	+	+	+	?	+	.	.	
	P. mucronatus Schrad.	.	.	+	.	+	.	.	
	P. pusillus L.	—	+	+	+	+	2	*	
	P. rutilus Wolfg.[13])	?	?	?	.	.	.	.	
	P. filiformis Pers.	—	+	.	?	.	2	*	
	P. pectinatus L.[14])	+	+	+	+	+	.	*	
	Ruppia spiralis L. Dum.	.	.	?	+	+	.	*	
	R. rostellata Kch.[15])	.	.	?	+	+	.	*	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Zostera marina L.	—	+	?	+	+	2	*	
	Z. nana Rth.	.	.	?	?	+	.	.	
	Zannichellia major Bönningh.	?	.	+	+	+	.	.	
	Z. polycarpa Nolte . . .	△	+	.	?	?	.	*	203, 245 bis 246
	Z. pedicellata [Wahlbg.] .	.	.	+	?	+	.	*	
	Najas marina L.	.	.	+	.	.	.	*	
	N. flexilis (Willd.) . . .	△	+	.	.	.	.	*	
	Scheuchzeria palustris L. .	—	+	?	.	.	.	*	
	Triglochin palustris L. . .	—	+	+	+	+	2	.	
	Tr. maritima L.	—	+	+	+	+	2	.	
	Alisma Plantago L.[16] . .	⊙	+	+	+	+	.	*	
	Echinodorus ranunculoides (L.)	.	.	.	?	+	.	.	137—140
	Sagittaria sagittifolia L. .	+	+	+	+	+	.	*	
	Butomus umbellatus L. .	+	+	+	+	+	.	.	
*	Helodea canadensis Rich. .	.	.	.	.	.	.	.	
	Stratiotes aloides L. . .	?	?	+	+	+	.	.	
	Hydrocharis Morsus ranae L.	?	?	+	+	+	.	.	
	Coleanthus subtilis (Tratt.)	.	.	.	.	.	.	.	
	Oryza clandestina (Web.) .	.	.	+	.	.	.	.	
	Phalaris arundinacea L. .	—	+	+	+	+	2	.	
	Anthoxanthum odoratum L.	—	+	+	+	+	2	.	
	Hierochloë odorata (L.)[17] .	—	+	+	.	?	2	.	
	H. alpina (Lljebl.) . . .	△	.	.	.	.	1	.	
*	Panicum lineare Krock. .	.	.	.	.	.	.	.	
*	P. Crus galli L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Setaria viridis (L.) . . .	.	.	.	.	.	5	.	
*	S. verticillata (L.) . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Milium effusum L. . . .	—	+	+	?	?	2	.	
?	Stipa pennata L.	.	.	♯	.	.	.	.	57, 128—129

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Nardus stricta L. . . .	—	+	+	+	+	2	.	
*	Alopecurus agrestis L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Al. pratensis L.	⊙	+	+	?	?	.	.	
	Al. ventricosus Pers. . .	—	+	?	.	.	2	.	
	Al. geniculatus L. . . .	—	+	+	+	+	2	.	
	Al. fulvus Sm.	—	+	+	+	+	2	.	
	Phleum pratense L. . . .	⊙	+	+	+	+	3	.	
	Phl. alpinum L.	△	+	.	.	.	1	.	
	Phl. Boehmeri Wib. . . .	.	.	♯	.	.	5	.	
	Phl. arenarium L. . . .	.	.	.	.	+	5	.	
	Cinna pendula (Bong.) . .	+	+	.	.	.	2	.	
	Agrostis alba L.	—	+	+	+	+	2	.	
	Agr. vulgaris With. . . .	—	+	+	+	+	2	.	
	Agr. canina L.	—	+	+	+	+	2	.	
	Agr. borealis Hartm. . .	△	.	.	.	.	1	.	
	Agr. bottnica Murb. . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Apera Spica venti (L.) .	.	.	.	.	.	.	.	
	Calamagrostis arundinacea (L.)	+	+	+	.	.	3	.	
	C. varia (Schrad.)[18] . .	△	+	.	.	.	.	.	
	C. chalybaea [Laest.] . .	△	.	.	.	.	2	.	
	C. lapponica (Wahlbg.) .	△	.	.	.	.	1	.	
	C. strigosa (Wahlbg.) . .	△	.	.	.	.	.	.	
	C. stricta (Timm)[19] . . .	—	+	+	.	.	1	.	
	C. villosa (Chaix)[20] . .	—	+	.	.	.	.	.	
	C. purpurea Trin.[21] . .	—	+	?	.	.	.	.	
	C. lanceolata Rth. . . .	+	+	+	?	+	.	.	
	C. epigeios (L.)	—	+	+	?	+	3	.	
	C. pseudophragmites (Hall.)	—	.	.	.	.	2	.	
	C. arenaria (L.)[22] . . .	.	.	+	+	+	5	.	
	Holcus lanatus L.	.	.	+	+	+	4	.	
	H. mollis L.	.	.	+	+	+	4	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Arrhenatherum elatius (L.)	.	.	+	+	+	3	.	
*	Avena fatua L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	A. strigosa Schreb. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	A. pubescens Huds. . . .	?	.	+	?	?	3	.	
	A. pratensis L.	.	.	+	.	.	3	.	
	Trisetum flavescens (L.) .	.	.	+	.	.	.	.	
	Tr. subspicatum (L.) . .	△	.	.	.	.	1	.	
	Tr. agrostideum [Laest.] .	△	.	.	.	.	.	.	
	Aira caryophyllea L. . .	.	.	+	+	+	.	.	
	A. praecox L.	.	.	+	+	+	4	.	
	Deschampsia flexuosa (L.)	—	+	+	+	+	2	.	
	D. setacea (Huds.) . . .	.	.	.	?	+	.	.	
	D. caespitosa (L.) . . .	—	+	+	+	+	2	.	
	D. laevigata (Sm.) . . .	△	.	.	.	.	1	.	
	D. bottnica (Wahlenbg.)[23]	.	.	.	.	.	.	.	
	Vahlodea atropurpurea (Wahlbg.)	△	.	.	.	.	1	.	
	Weingärtneria canescens (L.)	.	.	+	.	+	.	.	
	Sieglingia decumbens (L.)	.	.	+	+	+	4	.	
	Sesleria uliginosa Opiz .	△	+	.	.	.	.	.	114—115
	Phragmites communis Trin.	⊙	+	+	+	+	.	*	
	Molinia coerulea (L.) . .	—	+	+	+	+	2	.	
	Melica ciliata L.	.	.	#	.	.	.	.	91
	M. nutans L.	—	+	+	.	.	2	.	
	M. uniflora Retz.	.	.	+	+	?	5	.	
	Koeleria cristata Pers. . .	.	.	+	.	.	.	.	
	K. glauca (Schk.) . . .	.	.	#	.	.	.	.	63
	Dactylis glomerata L. . .	+	+	+	+	+	3	.	
	D. Aschersoniana Gräbn.[24])	.	.	.	.	.	.	.	
?	Poa annua L.	.	.	.	.	.	2	.	
	P. bulbosa L.	.	.	#	.	.	.	.	

	I 1	I 2	II	III 1	III 2	IV	V	VI
Poa alpina L.	△	+	.	.	.	1	.	72, 202
P. cenisia All.	△	+	.	.	.	1	.	
P. laxa Haenke[25]) . . .	△	.	.	.	.	1	.	
P. caesia Sm.[26])	△	+	.	.	.	1	.	
P. compressa L.	.	.	⌗	.	.	3	.	
P. nemoralis L.	—	+	+	+	?	2	.	
P. palustris L.	⊙	+	+	.	.	.	.	
P. pratensis L.	—	+	+	+	+	2	.	
P. trivialis L.	—	+	+	+	+	2	.	
P. Chaixi Vill.	⊙	+	?	.	.	.	.	
Briza media L.	+	+	+	+	+	3	.	
Arctophila pendulina (Laest.)	△	.	.	.	.	.	.	
Colpodium latifolium R. Br.	△	.	.	.	.	2	.	
Catabrosa aquatica (L.) .	—	+	+	+	+	2	.	
C. concinna (Th. Fr.) . .	△	.	.	.	.	.	.	
C. algida (Sol.)	△	.	.	.	.	1	.	
Glyceria fluitans (L.) . .	+	+	+	+	+	.	.	
G. plicata Fr.	?	.	+	+	+	.	.	
G. remota (Fors.) . . .	+	+	.	.	.	2	.	
G. aquatica (L.)	.	.	+	+	+	.	.	
G. maritima (Huds.). . .	—	+	.	+	+	.	.	
G. conferta Fr.[27]) . . .	.	.	.	.	.	.	.	
G. distans (L.).	⊙	+	+	+	+	.	.	
G. vilfoidea (And.) . . .	△	.	.	.	.	.	.	
G. procumbens (Curt.)[28]) .	.	.	.	.	+	4	.	
Festuca ovina L.[29]) . . .	—	+	+	+	+	1,2	.	
F. rubra L.	—	+	+	+	+	2	.	
F. elatior L.	+	+	+	+	+	3	.	
F. arundinacea Schreb. .	.	.	+	+	+	.	.	
F. gigantea (L.)	.	.	+	+	+	3	.	
F. silvatica (Poll.) . . .	+	+	.	.	.	3	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Festuca sciuroides Rth.	.	.	+	.	.	.	.	
	Fluminia arundinacea Liljebl.[30])	?	?	?	.	.	.	.	
	Cynosurus cristatus L.	.	.	+	+	+	.	.	
?	Bromus inermis Leyss.[31])	.	.	.	.	.	.	.	
	Br. erectus Huds.	.	.	#	.	.	5	.	
	Br. asper Murr.	.	.	+	.	.	3	.	
	Br. serotinus Ben.	.	.	+	.	..	.	.	
?	Br. sterilis L.[31])	.	.	.	.	.	.	.	
?	Br. tectorum L.[31])	.	.	.	.	.	3	.	
*	Br. secalinus L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Br. arvensis L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Br. patulus M. u. K.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Br. commutatus Schrad.	.	.	.	.	.	.	.	
	Br. racemosus L.	.	.	+	?	+	.	.	
	Br. mollis L.	.	.	+	+	+	.	.	
	Brachypodium pinnatum (L.)	.	.	+	.	.	3	.	
	Br. silvaticum (Huds.)	.	.	+	+	?	3	.	
	Triticum junceum L.	.	.	?	+	+	5	.	
	Tr. repens L.[32])	⊙	+	+	+	+	3	.	
	Tr. violaceum Horn.	△	.	.	.	.	1	.	
	Tr. caninum L.	—	+	+	?	?	3	.	
	Elymus europaeus L.	.	.	+	.	.	.	.	
	E. arenarius L.	—	+	?	+	+	1	.	
*	Hordeum murinum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	H. secalinum Schreb.	.	.	+	.	+	.	.	
*	Lolium temulentum L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	L. remotum Schrank	.	.	.	.	.	.	.	
	L. perenne L.	+	+	+	+	+	4	.	
	Lepturus filiformis Rth.	.	.	.	.	+	.	.	
	Heleocharis palustris (L.)	—	+	+	+	+	2	*	

	I		II	III		IV	V	VI
	1	2		1	2			
Heleocharis uniglumis (Link)	—	+	+	+	+	2	.	
H. multicaulis Sm. . . .	.	.	.	+	+	.	.	138
H. acicularis (L).. . . .	⊙	+	+	+	+	.	.	
Limnochloë pauciflora (Lightf.).	⊙	+	?	+	+	2	.	
L. parvula (R. u. S.). . .	?	?	.	?	?	2	.	
Isolepis fluitans (L.) . .	.	.	.	+	+	.	.	138
I. setacea (L.)	.	.	+	+	+	4	.	
Scirpus lacustris L. . . .	—	+	+	+	+	.	*	
Sc. Tabernaemontani Gmel.[33])	+	+	+	+	+	6	*	
Sc. silvaticus L.	+	+	+	+	+	.	*	
Sc. radicans Schk. . . .	.		+	.	.	.	.	
Sc. maritimus L.	+	+	+	+	+	.	*	
Blysmus compressus (L.) .	.	.	+	.	+	6	.	
Bl. rufus (Huds.)	—	+	.	+	+	.	.	
Trichophorum caespitosum (L.)	—	+	.	+	+	2	.	74
Tr. atrichum Palla[34]) . .	△	.	.	.	.	.	.	
Tr. alpinum (L.)	—	+	.	.	.	2	.	
Eriophorum vaginatum L.	—	+	+	+	+	2	*	
E. callithrix Cham. . . .	△	+	.	.	.	2	.	
E. russeolum Fr.	△	.	.	.	.	2	.	
E. Scheuchzeri Hoppe . .	△	+	.	.	.	1	.	
E. angustifolium Roth . .	—	+	+	+	+	2	*	
E. latifolium Hoppe . . .	⊙	+	+	+	+	2	.	
E. gracile Kch.	⊙	+	+	.	.	.	.	
Rhynchospora alba (L.) .	+	+	+	+	+	4	.	
Rh. fusca (L.)	?	.	.	+	+	4	.	
Cladium Mariscus (L.) . .	.	.	.	+	+	6	*	42, 139
Schoenus nigricans L. . .	.	.	+	?	?	6	.	

	I		II	III		IV	V	VI
	1	2		1	2			
Schoenus ferrugineus L. .	+	+	?	.	.	.	.	
Cyperus fuscus L. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
Elyna spicata Schrad. . .	△	.	.	.	.	1	.	
Kobresia caricina Willd. .	△	.	.	.	.	1	.	
Carex scirpoidea Mchx. .	△	.	.	.	.	1	.	
C. dioica L.	—	+	+	+	+	2	.	
C. parallela [Laest.] . . .	△	.	.	.	.	1	.	
C. nardina Fr.	△	.	.	.	.	1	.	
C. capitata Sol.	△	+	.	.	.	1	.	
C. pulicaris L.	.	.	+	+	+	4	.	
C. pauciflora Lightf. . .	—	+	?	.	.	2	.	
C. microglochin Wahlenb.	△	.	.	.	.	1	.	
C. rupestris All.	△	.	.	.	.	1	.	
C. obtusata Liljebl.	△	+	.	.	.	.	.	57 u. f., 71, 200, 239
C. incurva Lightf. . . .	△	+	.	.	.	1	.	
C. Deinbolliana Gay . .	△	.	.	.	.	.	.	
C. chordorrhiza Ehrh.[35]) .	—	+	?	.	.	2	.	
C. disticha Huds. . . .	.	.	+	+	+	.	.	
C. arenaria L.	.	.	+	+	+	5	.	
C. ligerica Gay	.	.	.	.	.	.	.	
C. praecox Schreb. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
C. panniculata L. . . .	.	.	+	+	+	.	.	
C. paradoxa Willd. . . .	+	+	+	?	?	.	.	
C. teretiuscula Good. . .	⊙	+	+	+	+	.	.	
C. vulpina L.	.	.	+	+	+	.	.	
C. muricata L.	+	+	+	?	+	3	.	
C. divulsa Good.	.	.	.	.	.	.	.	
C. leporina L.	+	+	+	+	+	3	.	
C. festiva Dew.	△	.	.	.	.	1	.	
C. heleonastes Ehrh. . .	△	+	.	.	.	2	.	73
C. lagopina Wahlenbg.[36]) .	△	.	.	.	.	1	.	

	I 1	I 2	II	III 1	III 2	IV	V	VI
Carex glareosa Wahlenbg.	△	+	.	.	.	1	.	
C. norvegica Willd. . . .	△	+	.	.	.	1	.	
C. tenella Schk.	—	+	.	.	.	.	.	
C. loliacea L.	—	+	?	.	.	2	.	
C. tenuiflora Wahlenbg. .	△	?	.	.	.	2	.	
C. macilenta Fr.	△	?	.	.	.	.	.	
C. Persoonii Sieb. . . .	—	+	?	.	.	2	.	
C. canescens L.[37]) . . .	—	+	+	+	+	2	.	
C. elongata L.	+	+	+	+	+	.	.	
C. echinata Murr.[38]) . . .	⊙	+	+	+	+	2	.	
C. remota L.	.	.	+	+	+	3	.	
C. microstachya Ehrh.[39]) .	△	+	.	.	.	2	.	73
C. helvola Blytt	△	+	.	.	.	1	.	
C. bicolor All..	△	.	.	.	.	1	.	
C. rufina Drej.	△	.	.	.	.	1	.	
C. gracilis Curt.[40]) . . .	—	+	+	+	+	.	.	
C. Goodenoughii Gay[41]) .	—	+	+	+	+	2	.	
C. stricta Good.	+	+	+	+	+	.	.	
C. caespitosa L.	⊙	+	+	.	.	6	.	
C. rigida Good.	△	?	.	.	.	1	.	
C. limula Fr.	△	.	.	.	.	.	.	
C. aquatilis Wahlenbg. .	△	+	.	.	.	2	.	
C. epigeios Laest.[42]) . .	△	.	.	.	.	.	.	
C. salina Wahlenbg. . .	△	+	.	.	.	1	.	
C. halophila Nyl. . . .	△	?	.	.	.	.	.	
C. cryptocarpa C. A. Mey.	△	+	.	.	.	2	.	
C. kattegatensis Fr. . .	△	+	.	.	.	.	.	
C. haematolepis Drej. . .	△	+	.	.	.	.	.	
C. maritima O. F. Müll. .	△	+	.	.	.	1	.	
C. atrata L.	△	?	.	.	.	1	.	
C. nigra All.	△	.	.	.	.	.	.	
C. alpina Sw.	△	+	.	.	.	1	.	

	I		II	III		IV	V	VI
	1	2		1	2			
Carex holostoma Drej. . .	△	.	.	.	.	1	.	
C. Buxbaumii Wahlenbg. .	—	+	?	.	.	2	.	
C. limosa L.	—	+	+	+	+	2	*	
C. irrigua [Wahlenbg.] . .	—	+	?	.	.	2	.	
C. rariflora [Wahlenbg.] .	△	.	.	.	.	1	.	
C. ustulata Wahlenbg. . .	△	.	.	.	.	1	.	
C. laxa Wahlenbg. . . .	△	+	.	.	.	2	.	
C. livida [Wahlenbg.] . .	△	+	.	.	.	2	.	
C. panicea L.	—	+	+	+	+	2	.	
C. vaginata Tausch[43]) . .	—	+	?	.	.	2	.	
C. pallescens L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
C. glauca Murr.	?	.	+	+	+	.	.	
C. globularis L.	⊙	+	?	.	.	2	.	
C. pilulifera L.	—	+	+	+	+	2	.	
C. tomentosa L.	.	.	+	.	.	.	.	
C. montana L.	.	.	+	.	.	.	.	
C. ericetorum Poll. . . .	+	+	+	.	.	3?	.	
C. verna Chaix	?	.	+	+	+	5	.	
C. pediformis C. A. Mey. .	+	+	?	.	.	2	.	
C. digitata L.	+	+	+	.	.	3	.	
C. ornithopoda Willd.[44]) .	△	+	?	.	.	3	.	
C. misandra R. Br. . . .	△	.	.	.	.	1	.	
C. pedata Wahlenbg. . .	△	.	.	.	.	1	.	
C. extensa Good.	.	.	?	+	+	.	.	
C. Oederi Ehrh.	—	+	+	+	+	2	.	
C. lepidocarpa Tausch .	—	+	+	+	+	.	.	
C. flava L.	—	+	+	+	+	2	.	
C. Hornschuchiana Hoppe	?	.	?	+	+	.	.	
C. distans L.	.	.	+	+	+	.	.	
C. punctata Gaud.[45]) . .	.	.	?	.	?	.	.	
C. binervis Sm.[45]) . . .	.	.	?	?	?	4	.	
C. capillaris L.[45])	△	+	+	.	.	1	.	

		I 1	I 2	II	III 1	III 2	IV	V	VI
	Carex silvatica Huds. . .	.	.	+	+	+	3	.	
	C. hirta L.	+	+	+	+	+	5	.	
	C. filiformis L.	—	+	+	+	+	2	*	
	C. evoluta Hartm. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	C. ampullacea Good. . .	—	+	+	+	+	2	*	
	C. rotundata Wahlenbg.[46])	△	.	.	.	.	1	.	
	C. rhynchophysa C. A. Mey.	⊙	+	.	.	.	2	.	
	C. vesicaria L.	—	+	+	+	+	2	*	
	C. saxatilis L.[47])	△	.	.	.	.	1	.	
	C. paludosa Good. . . .	+	+	+	+	+	6	.	
	C. riparia Curt.	.	.	+	+	+	6	*	
	C. Pseudocyperus L. . .	.	.	+	+	+	6	*	42, 139
?	Acorus Calamus L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Calla palustris L. . . .	+	+	+	?	?	.	*	
?	Arum maculatum L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Lemna trisulca L. . . .	+	+	+	+	+	.	.	
	L. minor L.	+	+	+	+	+	.	.	
	L. polyrrhiza L.	+	+	+	+	+	.	.	
	L. gibba L.	.	.	+	+	+	.	.	
	Juncus bufonius L. . . .	—	+	+	+	+	2	.	
*	J. tenuis Willd.	.	.	.	.	.	.	.	
	J. compressus Jacq. . . .	+	+	+	+	+	2	.	
	J. Gerardi Loisl.	—	+	+	+	+	.	.	
	J. squarrosus L.[48]) . . .	?	.	?	+	+	4	.	
	J. trifidus L.	△	+	.	.	.	1	.	72—73
	J. filiformis L.	—	+	+	+	+	2	.	
	J. arcticus Willd. . . .	△	.	.	.	.	1	.	
	J. balticus Willd.[49]) . . .	—	+	.	.	.	2	.	
	J. glaucus Ehrh.	.	.	+	+	+	.	.	
	J. effusus L.	+	+	+	+	+	.	.	
	J. conglomeratus L. . . .	+	+	+	+	+	4	.	
	J. capitatus Weig. . . .	.	.	+	.	+	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Juncus triglumis L. . . .	△	+	.	.	.	1	.	
	J. biglumis L.	△	.	.	.	.	1	.	
	J. stygius L.	△	+	?	.	.	2	.	
	J. castaneus Sm.	△	+	.	.	.	1	.	
	J. pygmaeus Rich. . . .	.	.	.	.	+	.	.	
	J. supinus Moench . . .	+	+	+	+	+	.	.	
	J. articulatus L.	+	+	+	+	+	.	.	
	J. alpinus Vill.	—	+	+	.	.	2	.	
	J. atricapillus Drej. . . .	.	.	.	.	+	5	.	
	J. obtusiflorus Ehrh. . .	.	.	+	?	?	.	.	
	J. maritimus Lam. . . .	.	.	?	+	+	.	.	
	Luzula pilosa (L.) . . .	⊙	+	+	+	?	2	.	
	L. silvatica [Huds.][50]) . .	?	?	+	.	.	4	.	
?	L. angustifolia (Wulf.) . .	.	.	.	.	.	6	.	
	L. parviflora (Ehrh.)[51]) .	△	.	.	.	.	1	.	
	L. Wahlenbergii Rupr. .	△	+	.	.	.	1	.	
	L. arcuata (Wahlenbg.) .	△	+	.	.	.	1	.	
	L. hyperborea R. Br. . .	△	.	.	.	.	1	.	
	L. nivalis [Laest.][52]) . .	△	.	.	.	.	1	.	
	L. campestris (L.) . . .	?	.	+	+	?	2	.	
	L. multiflora (Ehrh.)[53]) .	—	+	+	+	?	.	.	
	L. pallescens (Wahlenbg.)	—	+	+	.	.	.	.	
	L. spicata (L.)	△	+	.	.	.	1	.	
	Narthecium ossifragum (L.)	.	.	.	+	+	4	.	
	Tofieldia calyculata (L.)[54])	.	.	+	.	.	.	.	
	T. palustris Huds.	△	+	.	.	.	1	.	
	Veratrum Lobelianum Bernh.	△	.	.	.	.	2	.	
*	Colchicum autumnale L. .	.	.	.	.	.	.	.	
	Allium Scorodoprasum L.	.	.	+	.	.	5	.	
	A. vineale L.	.	.	+	.	.	3	.	
?	A. carinatum L.	.	.	.	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Allium oleraceum L.	.	.	+	.	.	3	.	
	A. Schoenoprasum L.[55])	—	+	.	.	.	.	.	202
	A. fallax [Don]	?	?	?	.	.	.	.	63, 131—133
	A. ursinum L.	.	.	+	.	.	4	.	
	Anthericus ramosus L.	.	.	+	.	.	.	.	63
	A. Liliago L.	.	.	+	.	.	.	.	63
	Scilla verna Huds.	.	.	?	?	?	4	.	
*	Ornithogalum nutans L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	O. umbellatum L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Muscari botryoides L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Lilium Martagon L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	L. bulbiferum L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	Fritillaria Meleagris L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Tulipa silvestris L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	Gagea arvensis (Pers.)	.	.	.	.	.	.	.	
	G. minima (L.)	+	+	+	.	.	.	.	
	G. spathacea (Hayne)	.	.	+	?	?	.	.	
	G. lutea (L.)	+	+	+	?	.	.	.	
?	G. pratensis (Pers.)	.	.	.	.	.	.	.	
	Polygonatum officinale All.	+	+	+	.	.	3	.	
	P. multiflorum (L.)	.	.	+	?	?	5	.	
	P. verticillatum (L.)	+	+	.	.	.	2	.	
	Convallaria majalis L.	+	+	+	?	?	3	.	
	Majanthemum bifolium (L.)	⊙	+	+	?	?	2	.	
	Paris quadrifolia L.	⊙	+	+	?	?	2	.	
?	Asparagus officinalis L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Galanthus nivalis L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Leucoium vernum L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Narcissus poeticus L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	N. Pseudo-Narcissus L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Crocus vernus [L.]	.	.	.	.	.	.	.	
	Iris sibirica L.	.	.	+	.	.	.	.	

	I		II	III		IV	V	VI
	1	2		1	2			
Iris Pseudacorus L. . . .	?	.	+	+	+	.	*	42—43
Cypripedium Calceolus L.	+	+	+	.	.	2	.	
Calypso bulbosa (L.) . .	+	.	.	.	.	.	.	
Malaxis paludosa (L.) . .	+	+	+	+	+	.	.	
Microstylis monophyllos (L.)	+	+	?	.	.	.	.	
Liparis Loeselii (L.) . .	.	.	+	?	?	.	.	
Coralliorrhiza innata R. Br.	—	+	+	.	.	2	.	
Epipogum aphyllum (Schm.)	+	+	?	.	.	.	.	
Neottia Nidus avis (L.) .	+	+	+	.	.	3	.	
Listera cordata (L.) . . .	—	+	?	.	.	2	.	
L. ovata (L.)	+	+	+	+	+	3	.	
Goodyera repens (L.) . .	+	+	+	.	.	2	.	
Epipactis palustris (L.) .	.	.	+	+	+	.	.	
E. latifolia (L.)[56] . . .	+	+	+	+	+	3	.	
E. varians Crantz . . .	.	.	+	.	.	.	.	
E. rubiginosa Crantz . .	.	.	+	.	.	.	.	
Cephalanthera pallens (Sw.)	.	.	+	.	.	.	.	
C. Xiphophyllum (L. fil.) .	.	.	+	.	.	.	.	
C. rubra (L.)	.	.	+	.	.	.	.	
Herminium Monorchis (L.)	+	+	+	.	.	.	.	
Chamaeorchis alpina (L.) .	△	.	.	.	.	1	.	
Ophrys muscifera Huds. .	?	?	△	.	.	3	.	111—114
Habenaria bifolia (L.) . .	+	+	+	+	+	.	.	
H. chlorantha Cust. . . .	.	.	+	+	+	4	.	
H. obtusata (Banks) . .	△	.	.	.	.	1	.	
H. viridis (L.)	—	+	+	?	?	1	.	
H. albida (L.)	—	+	.	.	.	1	.	
Gymnadenia odoratissima (L.)[57]	△	+	.	.	.	.	.	
G. conopea (L.)[58] . . .	—	+	+	?	?	2	.	
Nigritella nigra (L.) . .	△	.	.	.	.	2	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Anacamptis pyramidalis (L.)	.	.	+	.	.	.	.	
	Orchis maculata L.	—	+	+	+	+	2	.	
	O. majalis Reichb.	?	.	+	+	+	.	.	
	O. angustifolia W. u. Gr.[59])	—	+	+	+	+	.	.	
	O. Traunsteineri Saut. . .	—	+	+	+	+	.	.	
	O. sambucina L.	?	?	+	.	.	.	.	
	O. palustris Jacq.	.	.	+	.	.	.	.	
	O. mascula L.	.	.	+	+	+	.	.	
	O. Morio L.	.	.	+	.	+	.	.	
	O. ustulata L.	?	?	+	.	.	.	.	
	O. Rivini Gouan	.	.	+	.	.	.	.	
	Myrica Gale L.	+	+	.	+	+	4	*	
	Populus tremula L.	+	+	+	+	+	2	*	8, 30, 70, 186
	Salix pentandra L.	+	+	+	.	+	2	*	
	S. fragilis L.	+	+	+	?	?	.	.	
?	S. alba L.	.	.	.	.	.	.	.	
	S. amygdalina L.	—	+	+	.	+	2	*	
*	S. purpurea L.	.	.	.	.	.	.	.	
	S. daphnoides Vill.	?	?	+	.	.	3	.	
?	S. viminalis L.	.	.	.	.	.	.	.	
	S. lanata L.	△	?	.	.	.	1	*	169
	S. glauca L.	△	?	.	.	.	2	.	
	S. Lapponum L.	—	+	+	.	.	2	*	73
	S. Caprea L.	⊙	+	+	+	+	2	*	70
	S. cinerea L.	+	+	+	+	+	.	*	
	S. aurita L.	+	+	+	+	+	2	*	
	S. vagans Ands.[60])	—	+	+	.	.	2	.	
	S. repens L.[61])	+	+	+	+	+	4	*	
	S. myrtilloides L.	—	+	+	.	.	2	*	
	S. nigricans Sm.	—	+	+	.	.	2	*	
	S. phylicifolia L.	—	+	+	.	.	2	*	30, 70, 73

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Salix hastata L.	△	+	.	.	.	1	*	73
	S. myrsinites L.	△	+	.	.	.	1	.	
	S. arbuscula L.	△	.	.	.	.	1	*	30
	S. polaris Wahlenbg. . .	△	.	.	.	.	1	*	29, 169—170,
	S. herbacea L.	△	+	.	.	.	1	*	72—73 [245
	S. reticulata L.	△	+	.	.	.	1	*	29, 70, 72
	Carpinus Betulus L. . .	.	.	+	.	?	.	.	106, 224, 244
	Corylus Avellana L. . .	.	.	+	+	?	3	*	32, 106
	Betula verrucosa Ehrh. .	+	+	+	+	+	3	*	32
	B. odorata Bechst. (pubescens Ehrh.)[62] . . .	+	+	+	+	+	2	*	8, 30, 70, 186
	B. virgultosa Fr.	.	.	.	.	.	.	.	
	B. nana L.	△	+	?	.	.	1	*	30, 73, 170,
	B. humilis Schrank . . .	?	.	+	.	.	.	.	[174
	Alnus glutinosa (L.) . .	+	+	+	+	+	4	*	32, 175
	A. incana (L.)	+	+	+	.	.	2	*	32, 186
	Fagus silvatica L. . . .	.	.	+	.	?	.	.	31,102—3,216
	Quercus pedunculata Ehrh.	.	.	+	.	?	3	*	103—106,216
	Q. sessiliflora Sm. . . .	.	.	+	.	?	4	*	103—106
	Ulmus montana With. . .	.	.	+	.	.	3	*	106
	U. campestris Sm. . . .	.	.	+	.	.	5	.	106
	U. effusa Willd.	.	.	+	.	.	.	.	
	Humulus Lupulus L. . .	?	.	+	?	?	3	.	
*	Urtica urens L.	.	.	.	.	.	.	.	
	U. dioica L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
*	Parietaria officinalis L. .	.	.	.	.	.	.	.	
	Viscum album L. . . .	.	.	+	.	.	5	*	
	Thesium alpinum L. . . .	?	?	?	.	.	.	.	153, 198, 202
?	Asarum europaeum L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Aristolochia Clematitis L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Fagopyrum esculentum Moench.	.	.	.	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
*	Fagopyrum tataricum (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
	Polygonum Bistorta L. .	.	.	+	.	.	.	.	
	P. viviparum L.	△	+	?	.	.	1	*	
	P. amphibium L. . . .	⊙	+	+	+	+	.	.	
	P. tomentosum Schrk. . .	+	+	+	+	+	.	.	
	P. nodosum Pers. . . .	+	+	+	+	+	.	.	
	P. Persicaria L.	.	.	+	+	+	.	.	
	P. mite Schrank	?	.	+	.	.	.	.	
	P. minus Huds.	?	.	+	+	+	.	.	
	P. Hydropiper L. . . .	+	+	+	+	+	.	.	
	P. aviculare L.	—	+	+	+	+	2	.	
	P. Raji Bab.	.	.	.	.	.	.	.	
	P. dumetorum L. . . .	?	.	+	.	.	3	.	
?	P. Convolvulus L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Rumex Hydrolapathum Huds.	?	.	+	+	+	.	*	
	R. maximus Schreb. . .	.	.	+	.	.	.	.	
	R. aquaticus L.	—	+	+	.	.	.	.	
	R. domesticus Hartm.[63]) .	—	+	+	.	.	.	.	
	R. crispus L.	+	+	+	+	+	3	*	
	R. obtusifolius L. . . .	?	.	+	+	+	4	.	
	R. sanguineus L.	.	.	+	+	+	.	.	
	R. conglomeratus Murr. .	.	.	+	+	+	.	.	
	R. paluster Sm.	.	.	+	.	.	.	.	
	R. maritimus L.	.	.	+	.	+	3	*	
*	R. scutatus L.	.	.	.	.	.	.	.	
	R. Acetosa L.	—	+	+	+	+	2	.	
	R. thyrsoides Desf. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	R. Acetosella L.	—	+	+	+	+	2	.	
	R. arifolius All.	△	.	.	.	.	.	.	
	Oxyria digyna (L.) . . .	△	+	.	.	.	1	*	29, 72
	Koenigia islandica L. . .	△	.	.	.	.	1	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
?	Chenopodium hybridum L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	Ch. urbicum L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	Ch. murale L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Ch. album L.	+	+	+	+	+	.	.	
	Ch. polyspermum L.	.	.	+	.	+	.	.	
	Ch. Vulvaria L.	.	.	+	.	.	.	.	
	Ch. glaucum L.	?	.	+	.	+	.	.	
	Ch. rubrum L.	?	.	+	.	+	.	.	
*	Ch. Bonus Henricus L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Blitum capitatum L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Bl. virgatum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Kochia hirsuta (L.)	.	.	?	.	?	.	.	
*	Atriplex hortensis L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	A. nitens Schk.	.	.	.	.	.	.	.	
*	A. roseum L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	A. farinosum Dum.	.	.	.	.	.	.	.	
*	A. laciniatum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	A. Babingtonii Woods	.	.	.	.	.	.	.	
	A. hastatum L.	+	+	+	+	+	2	.	
	A. prostratum Bouch.	.	.	.	.	.	.	.	
	A. calotheca [Rafn]	.	.	.	.	.	.	.	
	A. patulum L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
	A. litorale L.	?	.	?	+	+	3	.	
	Obione pedunculata (L.)[64]	.	.	.	.	.	.	.	
	Suaeda maritima (L.)	.	.	?	+	+	.	.	
	Salsola Kali L.	.	.	+	+	+	5	.	
	Salicornia herbacea L.	+	+	?	+	+	.	.	
*	Albersia Blitum (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
	Montia minor Gmel.	⨪	+	.	+	+	.	.	
	M. rivularis Gmel.	—	+	.	+	+	2	*	
	Silene vulgaris (Mch.)	⨪	+	+	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Silene maritima With.	—	+	.	?	?	1?	.	
	S. rupestris L.	△	+	.	.	.	2	.	
	S. acaulis L.	△	+	.	.	.	1	.	
	S. nutans L.	?	.	+	.	.	5	.	
	S. viscosa (L.)	.	.	+	.	.	.	.	54—5, 88, 209
*	Melandryum noctiflor. (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
?	M. album (Mill.)	.	.	.	.	.	.	.	
	M. rubrum [Weig.]	—	+	+	+	+	2	.	
	Wahlbergella apetala (L.)	△	.	.	.	.	1	.	
	W. affinis (Vahl)	△	.	.	.	.	1	.	
	Viscaria vulgaris Roehl.	+	+	+	.	.	3	.	
	V. alpina (L.)	△	+	.	.	.	1	.	202
	Coronaria flos cuculi L.	+	+	+	+	+	4	.	
*	Agrostemma Githago L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Saponaria officinalis L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Dianthus Armeria L.	.	.	+	.	.	.	.	91
	D. deltoides L.	+	+	+	.	.	3	.	
	D. arenarius L.	.	.	#	.	.	.	.	55—56, 107
	D. superbus L.	△	+	+	.	.	.	.	
	Kohlrauschia prolifera (L.)	.	.	+	.	.	.	.	91
	Gypsophila fastigiata L.	.	.	#	.	.	.	.	52—53, 107, 121—122
	G. muralis L.	.	.	+	.	.	.	.	
	Malachium aquaticum (L.)	.	.	+	.	+	.	.	
	Cerastium latifolium L.	△	.	.	.	.	1	.	
	C. alpinum L.	△	+	.	.	.	1	.	72
	C. arvense L.	.	.	+	.	.	.	.	
	C. triviale Link	⊙	+	+	+	+	2	.	
	C. alpestre Lindbl.	△	+	.	.	.	.	.	
	C. glomeratum Thuill.	?	.	+	+	+	.	.	
	C. brachypetalum Desp.	.	.	#	.	.	.	.	63
	C. pallens F. W. Schltz.	.	.	+	.	.	.	.	

	I		II	III		IV	V	VI
	1	2		1	2			
Cerastium semidecandrum L.	.	.	+	+	+	3	.	
C. tetrandrum Curt.	.	.	.	.	.	4	.	
C. subtetrandrum [Lge.][65]	.	.	.	.	.	.	.	
C. trigynum Vill.	△	?	.	.	.	1	.	
Stellaria nemorum L.	—	+	+	+	?	2	.	
St. media (L.)	⊙	+	+	+	+	2	.	
St. pallida (Dum.)	.	.	.	.	.	.	.	
St. Holostea L.	.	.	+	+	?	4	.	
St. palustris [Murr.]	+	+	+	?	+	.	.	
St. graminea L.	⊙	+	+	+	+	.	.	
St. Friesiana Ser.	⊙	+	?	.	.	2	.	
St. alpestris Fr.	△	?	.	.	.	.	.	
St. longipes Goldie	△	.	.	.	.	1	.	
St. uliginosa Murr.	+	+	+	+	+	2	.	
St. borealis Bigel.	△	+	.	.	.	1	.	
St. crassifolia Ehrh.	—	+	+	.	.	1	.	
St. humifusa Rottb.	△	.	.	.	.	1	.	
Holosteum umbellatum L.	.	.	+	.	.	.	.	
Moehringia trinervia (L.)	+	+	+	+	+	3	.	
M. lateriflora (L.)	△	.	.	.	.	2	.	
Arenaria ciliata L.	△	.	.	.	.	1	.	
A. gothica Fr.	.	.	.	.	.	.	.	
A. serpyllifolia L.	?	.	+	+	+	3	.	
Halianthus peploides (L.)	—	+	.	+	+	1	*	
Alsine viscosa Schreb.[66]	.	.	#	.	.	.	.	
A. biflora (L.)	△	+	.	.	.	1	.	
A. stricta (Sw.)	△	.	.	.	.	1	.	
A. hirta (Wormskj.)	△	.	.	.	.	1	.	
A. rubella Wahlenbg.	△	.	.	.	.	.	.	
Sagina nodosa (L.)	—	+	+	+	+	1	.	
S. subulata (Sw.)	.	.	.	+	+	4	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Sagina caespitosa (Vahl)	△	.	.	.	.	1	.	
	S. nivalis (Lindbl.)	△	.	.	.	.	1	.	
	S. Linnaei Presl	△	+	.	.	.	1	.	
	S. procumbens L.	—	+	+	+	+	2	.	
	S. apetala Ard.	.	.	+	?	?	.	.	
	S. ciliata Fr.	.	.	+	?	?	.	.	
	S. maritima Don.	.	.	.	+	+	.	.	
?	Spergula arvensis L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Sp. Morisonii Bor.	.	.	+	.	.	6	.	
	Spergularia campestris [L.]	+	+	+	?	+	6	.	
	Sp. salina Presl	+	+	+	+	+	2	.	
	Sp. marginata (DC.)	.	.	?	+	+	.	.	
	Herniaria glabra L.	.	.	+	.	?	.	.	
	Scleranthus perennis L.	.	.	+	.	?	3	.	
	Sc. annuus L.	?	.	+	?	+	3	.	
	Nymphaea alba L.	+	+	+	+	+	.	*	
	N. candida Presl	+	+	+	.	.	.	*	
	Nuphar luteum (L.)	⊙	+	+	+	+	.	*	
	N. pumilum [Timm]	△	+	.	.	.	2	.	
	Ceratophyllum demersum L.	+	+	+	?	+	6	*	
	C. submersum L.	.	.	+	.	.	.	*	
	Caltha palustris L.	—	+	+	+	+	2	*	
	Trollius europaeus L.	—	+	+	.	.	2	.	
	Aquilegia vulgaris L.	.	.	+	.	.	.	.	
	Aconitum septentrionale Koelle	—	+	.	.	.	2	.	
?	A. Napellus L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	A. Stoerkianum Rchb.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Delphinium Consolida L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Actaea spicata L.	+	+	+	.	.	3	.	
	Thalictrum aquilegiifolium L.	?	?	+	.	.	.	.	

	I		II	III		IV	V	VI
	1	2		1	2			
Thalictrum minus L.[67]	.	.	+	?	?	5	.	
Th. kemense Fr.	△	.	.	.	.	2	.	
Th. flavum L.	+	+	+	.	?	3	*	
Th. angustifolium L.	.	.	+	.	.	.	.	
Th. rariflorum Fr.[68]	△	+	.	.	.	.	.	
Th. simplex L.	+	+	+	.	.	3	.	
Th. alpinum L.	△	+	.	.	.	1	.	
Anemone silvestris L.	.	.	#	.	.	.	.	53—54, 133, 239
A. nemorosa L.	+	+	+	+	?	.	.	
A. ranunculoides L.	?	.	+	.	.	3	.	
Hepatica nobilis Schreb.	+	+	+	.	.	3	.	
Pulsatilla patens (L.)	?	?	#	.	.	.	.	53—54
P. vernalis (L.)	△	+	?	.	.	1	.	
P. vulgaris Mill.	.	.	#	.	.	.	.	91, 129—131
P. pratensis (L.)	.	.	#	.	.	5	.	91, 129—131, 242
Adonis vernalis L.	.	.	#	.	.	.	.	49—50, 133
Ranunculus glacialis L.	△	.	.	.	.	1	.	
R. aconitifolius L.	—	+	.	.	.	2	.	
R. Lingua L.	+	+	+	?	+	.	.	
R. ophioglossifolius Vill.[69]	.	.	.	.	?	.	.	83—85, 111
R. Flammula L.	+	+	+	+	+	4	*	
R. reptans L.	—	+	?	?	?	2	.	
R. lapponicus L.	△	?	.	.	.	1	.	
R. hyperboreus Rottb.	△	+	.	.	.	1	.	
R. pygmaeus Wahlenbg.	△	.	.	.	.	1	.	
R. nivalis L.	△	?	.	.	.	1	.	
R. sulphureus Sol.	△	.	.	.	.	1	.	
R. auricomus L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
R. cassubicus L.	.	.	+	.	.	.	.	
R. acer L.	—	+	+	+	+	2	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
?	Ranunculus Steveni Andrz.	.	.	.	.	.	.	.	
	R. repens L.	—	+	+	+	+	2	*	
	R. polyanthemos L. . . .	+	+	+	.	.	3	.	
	R. nemorosus DC. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	R. bulbosus L.	.	.	+	+	?	5	.	
?	R. sardous Crantz . . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	R. arvensis L.	.	.	.	.	.	.	.	
	R. illyricus L.	.	.	#	.	.	.	.	49—50, 133
	R. sceleratus L.	+	+	+	+	+	.	*	
	Batrachium hederaceum (L.)[70]	.	.	.	+	+	.	.	
	B. hololeucum (Lloyd)[71] .	.	.	.	.	+	.	.	
	B. Baudotii (Godr.) . . .	.	.	.	?	+	.	.	
	B. confusum (Godr.) . .	.	.	.	.	.	.	.	
	B. heterophyllum (Web.) .	⊙	+	+	+	+	.	.	
	B. floribundum (Bab.) . .	.	.	.	.	.	.	.	
	B. paucistamineum (Tsch.)[72]	—	+	?	+	+	.	*?	
	B. divaricatum (Schrank) .	.	.	+	?	+	.	.	
	Ficaria verna Huds. . .	+	+	+	+	?	.	.	
?	Myosurus minimus L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
?	Berberis vulgaris L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Papaver nudicaule L. . .	△	.	.	.	.	1	.	
*	P. Argemone L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	P. dubium L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	P. Rhoeas L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	P. somniferum L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
?	Glaucium luteum Scop.[73] .	.	.	.	.	.	5	.	
*	Chelidonium majus L. . .	.	.	.	.	.	3	.	
	Corydallis cava [L.] . .	.	.	+	.	.	.	.	
?	C. solida (Curt.)	.	.	.	.	.	.	.	
	C. laxa Fr.	.	.	.	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Corydallis pumila (Host)	..	.	+	.	.	.	.	94—95
	C. fabacea (Retz.)	+	+	+	.	.	.	.	
	C. claviculata (L.)	..	.	?.	.	?	6	.	
*	Fumaria muralis Sond.	.	.	..	.	.	.	.	
*	F. Boraei Jord.	.	.	..	.	.	.	.	
*	F. officinalis L.	.	.	..	.	.	.	.	
*	F. Vaillantii Loisl.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Brassica campestris L.	.	.	..	.	..	.	..	
?	B. Napus L.	.	.	..	.	.	.	.	
*	B. nigra (L.)		.	.	.	.	.	.	
*	Sinapis arvensis L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	S. alba L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Erucastrum Pollichii Schp. u. Spenn.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Diplotaxis tenuifolia (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
*	D. muralis (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
*	Sisymbrium Sophia L.	.	..	.	.	.	.	.	
*	S. Loeselii L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	S. officinale (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
	S. supinum L.	.	.	△	.	.	.	.	81—83, 84, 111, 226, 242
	Alliaria officinalis Andrz.	.	.	+	.	?	3	.	
*	Hesperis matronalis L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	Erysimum cheiranthoides L.	.	.	.	.	.	.	.	
	E. hieraciifolium L.	—	+	?	.	.	.	.	
	Dentaria bulbifera L.	?.	?	+	.	.	3	.	
	Cardamine pratensis L.	—	+	+	+	+	1	.	
	C. amara L.	+	+	+	?	+	.	.	
	C. impatiens L.	.	.	+	.	.	.	.	
	C. silvatica Link	+	+	+	+	+	.	.	
	C. hirsuta L.	?.	?.	+	+	+	4	.	
	C. parviflora L.	.	..	+	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Cardamine bellidifolia L. .	△	.	.	.	.	1	.	
	Arabis hirsuta (L.)[74] . .	⊙	+	+	.	.	3	.	
	A. Gerardi Bess.	.	.	+	.	.	.	.	
	A. alpina L.	△	+	.	.	.	1	.	155
	A. petraea (L.)	△	+	.	.	.	1	.	
	A. arenosa (L.)[75] . . .	?	.	♯	.	.	.	.	63
	Stenophragma Thalianum (L.)	?	.	+	+	+	3	.	
	Turritis glabra L. . . .	+	+	+	.	.	3	.	
	Barbaraea vulgaris R. Br. .	+	+	+	+	+	.	.	
	B. arcuata Opiz	+	+	+	?	?	.	.	
?	B. praecox (Sm.)	.	.	.	.	.	.	.	
	B. stricta Andrz.	—	+	+	.	.	2	.	
	Nasturtium officinale R. Br.	.	.	+	+	+	.	.	
	N. palustre (Leyss.) . . .	—	+	+	?	+	2	.	
	N. silvestre (L.)	.	.	+	.	?	4	.	
	N. anceps (Wahlenbg.) .	.	.	.	.	.	.	.	
	N. amphibium (L.) . . .	+	+	+	?	+	.	.	
*	N. Armoracia (L.) . . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Raphanistrum Lampsana Grtn.	.	.	.	.	.	.	.	
	Crambe maritima L. . .	.	.	?	?	+	5	.	
*	Bunias orientalis L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Cakile maritima Scop. . .	+	+	?	+	+	2	*	
*	Neslea panniculata (L.) .	.	.	.	.	.	.	.	
	Isatis tinctoria L. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
*	Lepidium Draba L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	L. latifolium L.	.	.	?	.	?	.	.	
?	L. campestre (L.) . . .	.	.	.	.	.	.	.	
?	L. ruderale L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	Capsella Bursa pastoris (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
*	Thlaspi arvense L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Thlaspi perfoliatum L.	.	.	#	.	.	.	.	
	Th. alpestre L.	△	+	.	.	.	.	.	
?	Senebiera Coronopus (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
*	S. didyma (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
	Teesdalia nudicaulis (L.)	.	.	.	.	+	4	.	
	Hutchinsia petraea (L.)	?	?	?	.	.	5	.	80—81, 86, 225, 226, 242
	H. alpina (L.)	△	.	.	.	.	1	.	
	Subularia aquatica L.	△	+	.	.	.	2	.	
	Lunaria rediviva L.[76]	?	?	?	.	.	.	.	
*	Camelina silvestris Wallr.	.	.	.	.	.	.	.	
*	C. sativa Fr.	.	.	.	.	.	.	.	
*	C. foetida (Schk.)	.	.	.	.	.	.	.	
*	Alyssum calycinum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Farsetia incana (L.)	.	.	+	.	.	.	.	
	Cochlearia danica L.	.	.	.	+	+	5	.	
	C. officinalis L.	?	.	.	+	+	1	.	
	C. arctica Fr.	△	?	.	.	.	2	.	
	C. anglica L.	△	+	.	?	?	1	.	
	Erophila verna (L.)	?	.	+	+	+	3	.	
	Draba nemorosa L.	.	.	#	.	.	.	.	55—56
	Dr. muralis L.	.	.	#	.	.	5	.	91
	Dr. incana L.	△	+	?	.	.	1	.	64—66, 74, 202, 209, 213
	Dr. hirta L.	△	+	.	.	.	1	.	
	Dr. rupestris R. Br.[77]	△	?	.	.	.	.	.	
	Dr. Wahlenbergii Hartm.	△	.	.	.	.	1	.	
	Dr. nivalis Liljebl.[78]	△	.	.	.	.	1	.	
	Dr. alpina L.	△	.	.	.	.	1	.	
	Dr. crassifolia Grah.	△	.	.	.	.	1	.	
*	Reseda Luteola L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	R. lutea L.	.	.	.	.	.	.	.	

		I 1	I 2	II	III 1	III 2	IV	V	VI
	Drosera rotundifolia L. .	—	+	+	+	+	2	.	
	Dr. longifolia L.	—	+	+	+	+	2	.	
	Dr. obovata M. u. K. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Dr. intermedia Hayne . .	⊙	+	.	+	+	4	.	
?	Sempervivum tectorum L.	.	.	.	.	.	5	.	
	Rhodiola rosea L. . . .	△	+	.	?	.	1	.	72—73
	Sedum maximum Sut. . .	+	+	+	.	?	3	.	
?	S. purpureum [L.] . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	S. rupestre L.	.	.	+	.	.	3	.	
	S. boloniense Loisl. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	S. acre L.	⊙	+	+	+	+	3	.	
	S. album L.	.	.	+	.	.	3	.	
	S. anglicum Huds. . . .	.	.	.	+	+	4	.	138—139, 243
	S. villosum L.	△	+	.	.	.	1	.	
	S. annuum L.	△	+	.	.	.	2	.	
	Bulliardia aquatica (L.) .	⊙	+	?	.	.	.	.	
	Saxifraga Cotyledon L. .	△	+	.	.	.	1	.	
	S. Aizoon Jacq.	△	.	.	.	.	1	.	
	S. stellaris L.	△	+	.	.	.	1	.	
	S. hieraciifolia W. u. K. .	△	.	.	.	.	1	.	
	S. nivalis L.	△	+	.	.	.	1	.	155, 164
	S. oppositifolia L. . . .	△	+	.	.	.	1	.	72
	S. aizoides L.	△	+	.	.	.	1	.	72
	S. Hirculus L.	△	+	.	.	.	1	.	204
	S. granulata L.	?	.	+	.	.	5	.	
	S. cernua L.	△	.	.	.	.	1	.	
	S. rivularis L.	△	.	.	.	.	1	.	
	S. caespitosa L.	△	?	.	.	.	1	.	
	S. hypnoides L.	?	.	.	?	?	.	.	
	S. adscendens L.	△	+	.	.	.	1	.	
	S. tridactylites L.	+	+	+	?	?	3	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Chrysosplenium alternif. L.	+	+	+	?	+	.	.	
	Ch. tetrandrum [Lund]	△	.	.	.	.	2	.	
	Ch. oppositifolium L.	.	.	?	?	?	4	.	
	Parnassia palustris L.	—	+	+	+	+	1	.	
	Ribes Grossularia L.	.	.	+	.	.	.	.	
	R. nigrum L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
	R. rubrum L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
	R. alpinum L.	+	+	+	.	.	3	.	
*	Spiraea salicifolia L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Cotoneaster nigra [Ehrh.]	?	?	?	.	.	5	.	
	C. integerrima Med.[79]	?	?	?	.	.	3	*	186
	Crataegus Oxyacantha L.	.	.	+	+	+	.	.	
	Cr. monogyna Jacq.	.	.	+	.	+	3	*	
	Pirus Malus L.	.	.	+	.	.	3	.	
	P. communis L.	.	.	+	.	.	.	.	
	Sorbus Aria (L.)	?	?	+	.	.	3	.	
	S. suecica [L.][80]	.	.	.	.	.	5	.	
	S. hybrida L.	.	.	.	.	.	3	.	
	S. Aucuparia L.	—	+	+	+	+	2	*	174
	Fragaria vesca L.	⊙	+	+	+	+	3	.	
	Fr. elatior Ehrh.	.	.	+	.	.	.	.	
	Fr. collina Ehrh.	.	.	+	.	.	5	.	
	Comarum palustre L.	—	+	+	+	+	2	*	
	Potentilla fruticosa L.[81]	?	?	?	.	.	.	.	57 u. f. 71, 150
	P. rupestris L.	.	.	+	.	.	.	.	
	P. multifida L.	△	.	.	.	.	.	.	
	P. Anserina L.	—	+	+	+	+	2	.	
	P. reptans L.	.	.	+	+	+	.	.	
	P. argentea L.	+	+	+	.	.	3	.	
	P. collina Wib.	.	.	+	.	.	.	.	
	P. verna d. deutsch. Ant.[82]	.	.	+	.	.	.	.	
	P. incana Mnch.	.	.	#	.	.	.	.	63.

		I 1	I 2	II	III 1	III 2	IV	V	VI
	Potentilla alpest. Hall. fil.[83])	△	+	.	.	.	1	.	
	P. opaca d. deutsch. Aut. .	.	.	+	.	.	.	.	63
*	P. thuringiaca Bernh. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	P. norvegica L.	⊙	+	+	.	.	3	.	
	P. nivea L.	△	.	.	.	.	1	.	
	P. Tormentilla Neck. . .	—	+	+	+	+	2	*	
	P. procumbens Sibth. . .	.	.	+	+	+	.	.	
	P. sterilis (L.)	.	.	+	.	?	.	.	
	Sibbaldia procumbens L. .	△	+	.	.	.	1	.	
	Geum hispidum Fr. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	G. urbanum L.	+	+	+	+	+	3	.	
	G. rivale L.	—	+	+	+	+	2	.	
	Dryas octopetala L. . .	△	+	.	.	.	1	*	29, 70, 72, 174, 203, 245
	Filipendula Ulmaria (L.) .	⊙	+	+	+	+	2	*	
	F. hexapetala Gil. . . .	?	.	+	.	.	5	.	91
	Alchimilla vulgaris L. . .	—	+	+	+	+	2	.	
	A. alpina L.	△	+	.	.	.	1	.	72—73
?	A. arvensis Scop. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Agrimonia Eupatoria L. .	?	.	+	+	+	3	.	
	A. odorata Mill.	.	.	+	.	.	5	.	
	Sanguisorba officinalis L.[84])	?	?	+	.	.	4	.	
	Poterium Sanguisorba L. .	.	.	+	.	.	.	.	
*	P. polygamum W. u. K. .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Prunus domestica L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	P. insititia L.	.	.	.	.	.	.	.	
	P. spinosa L.	.	.	+	+	+	5	.	
*	P. Cerasus L.	.	.	.	.	.	.	.	
	P. avium L.	.	.	+	.	.	3	.	
	P. Padus L.	⊙	+	+	+	+	2	*	
	P. petraea Tausch . . .	△	?	.	.	.	.	.	174
*	Ulex europaeus L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Genista pilosa L.	.	.	+	.	?	.	.	
	G. tinctoria L.	.	.	+	.	+	.	.	
	G. germanica L.	.	.	+	.	.	.	.	
	G. anglica L.	.	.	.	.	+	.	.	139, 244
	Sarothamnus scoparius (L.)	.	.	+	+	+	6	.	
	Ononis campestris Kch.	.	.	+	.	?	5	.	239—242
	O. repens L.	.	.	+	.	?	5	.	
	O. hircina Jacq.	.	.	+	.	.	3	.	
*	Medicago sativa L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	M. media Pers.	.	.	.	.	.	.	.	
	M. falcata L.	.	.	+	.	.	.	.	
	M. lupulina L.	.	.	+	+	?	5	.	
	M. minima [L.]	.	.	+	.	.	.	.	91
*	M. hispida Grtn.	.	.	.	.	.	.	.	
	Melilotus dentatus (W. u. K.)	.	.	?	.	?	.	.	
	M. altissimus Thuill.	.	.	+	.	.	5	.	
	M. officinalis Desr.	.	.	+	.	.	.	.	
	M. albus Desr.	.	.	+	.	.	.	.	
	Trifolium spadiceum L.	+	+	+	.	.	.	.	
	Tr. agrarium L.	+	+	+	.	.	3	.	
	Tr. procumbens L.	.	.	+	+	+	6?	.	
	Tr. minus Sm.	.	.	+	+	+	6?	.	
	Tr. micranthum Viv.	.	.	?	.	?	.	.	
	Tr. fragiferum L.	.	.	+	.	+	6	.	
	Tr. repens L.	—	+	+	+	+	2	.	
	Tr. hybridum L.	+	+	+	.	.	.	.	
	Tr. montanum L.	.	.	+	.	.	5	.	239—242
	Tr. striatum L.	.	.	+	.	.	.	.	91
	Tr. arvense L.	.	.	+	.	+	3	.	
	Tr. pratense L.	—	+	+	+	+	3	.	
	Tr. medium L.	+	+	+	?	?	3	.	
	Tr. alpestre L.	.	.	+	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Anthyllis Vulneraria L.	—	+	+	+	+	3	.	
	Lotus uliginosus Schk.	.	.	+	+	+	.	.	
	L. corniculatus L.	—	+	+	+	+	2	.	
	L. tenuifolius [L.]	.	.	+	.	+	.	.	
	Tetragonolobus siliquosus (L.)	.	.	+	.	.	.	.	
	Astragalus glycyphyllos L.	.	.	+	.	.	3	.	
	A. oroboides Horn.	△	+	.	.	.	1	.	72
	A. alpinus L.	△	+	.	.	.	1	.	72
	A. danicus Retz.	.	.	#	.	.	.	.	87—89, 90 225
	A. arenarius L.	.	.	#	.	.	.	.	56, 107
	Phaca frigida L.	△	.	.	.	.	1	.	
	Ph. alpina L.[85])	△	+	.	.	.	.	.	
	Oxytropis pilosa (L.)	.	.	#	.	.	.	.	49—50, 125 bis 126, 239
	O. campestris (L.)	△	+	.	.	.	.	.	66, 74, 239
	O. sordida (Willd.)	△	.	.	.	.	2	.	201
	O. lapponica (Wahlenbg.)	△	.	.	.	.	1	.	
	Ornithopus perpusillus L.	.	.	?	.	+	.	.	
	Coronilla Emerus L.	.	.	#	.	.	5	.	77, 85—7, 93, 110, 222, 242
*	Onobrychis viciaefolia Scop.	.	.	.	.	.	.	.	
	Vicia pisiformis L.	.	.	+	.	.	3	.	
	V. silvatica L.	+	+	+	.	.	3	.	
	V. cassubica L.	.	.	#	.	.	5	.	63
	V. Orobus DC.	.	.	#	.	.	4	.	87, 93, 110, 212, 222
	V. hirsuta (L.)	+	+	+	?	?	3	.	
	V. tetrasperma (L.)	.	.	+	.	?	3	.	
	V. dumetorum L.	.	.	+	.	.	.	.	
?	V. villosa Rth.	.	.	.	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Vicia Cracca L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
	V. tenuifolia Rth.	.	.	+	.	.	.	.	
	V. sepium L.	+	+	+	+	?	3	.	
*	V. sativa L.	.	.	.	.	.	.	.	
	V. angustifolia [L.]	+	+	+	+	?	.	.	
	V. lathyroides L.	.	.	+	.	?	5	.	
*	Pisum arvense L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Lathyrus heterophyllos L.[86])	?	?	?	.	.	.	.	
	L. silvester L.	+	+	+	.	.	3	.	
	L. platyphyllos Retz.	?	.	+	.	.	.	.	
	L. paluster L.	⊙	+	+	.	.	.	.	110
?	L. tuberosus L.	.	.	.	.	.	.	.	
	L. pratensis L.	+	+	+	+	+	3	.	
	L. maritimus (L.)	—	+	.	.	?	1	.	
*	L. sphaericus Retz.	.	.	.	.	.	.	.	
	Orobus tuberosus L.	+	+	+	+	?	3	.	
	O. vernus L.	+	+	+	.	.	3	.	
	O. niger L.	.	.	+	.	.	3	.	
	Geranium sanguineum L.	.	.	+	.	.	5	.	91
?	G. macrorrhizum L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	G. phaeum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	G. palustre L.	.	.	+	.	.	.	.	
	G. silvaticum L.	—	+	+	.	.	2	.	
	G. pratense L.	?	?	+	.	.	3	.	
*	G. pyrenaicum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	G. molle L.	.	.	+	+	?	4	.	
	G. pusillum L.	.	.	+	.	?	3	.	
	G. bohemicum L.	+	+	?	.	.	.	.	
?	G. dissectum L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	G. columbinum L.	.	.	.	.	.	4	.	
	G. Robertianum L.	+	+	+	+	+	3	.	
	G. lucidum L.[87])	.	.	♯	?	?	3	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Erodium cicutarium (L.) .	?	.	+	+	?	.	.	
	Oxalis Acetosella L. . .	—	+	+	+	+	.	*	
*	O. stricta L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Linum catharticum L. . .	+	+	+	+	+	3	.	
	Radiola linoides Rth. . .	.	.	+	?	+	6	.	
	Polygala vulgaris L. . .	+	+	+	+	+	3	.	
	P. serpyllacea Weihe . .	.	.	.	+	+	4	.	
	P. comosa Schk.	.	.	+	.	.	.	.	63
	P. amara L.	⊙	+	+	.	.	3	.	
	Tithymalus paluster (L.) .	.	.	+	.	.	5	.	110
?	T. Esula (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
?	T. Cyparissias (L.) . . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	T. exiguus (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
*	T. Peplus (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
*	T. helioscopius (L.) . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Mercurialis perennis L. .	.	.	+	.	.	5	.	
*	M. annua L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Callitriche stagnalis Scop.	.	.	+	+	+	4	.	
	C. vernalis Kütz.	—	+	+	+	+	2	.	
	C. polymorpha Lönnr. . .	—	+	.	.	.	2	.	
	C. hamulata Kütz. . . .	.	.	+	+	+	2	.	
	C. autumnalis L.	—	+	?	.	.	.	.	
	Empetrum nigrum L. . .	—	+	+	+	+	1	*	70, 74
	Euonymus europaea L. .	.	.	+	?	+	.	.	
	Ilex Aquifolium L. . . .	.	.	+	+	+	4	.	220, 243
	Acer platanoides L. . . .	?	.	+	.	.	3	*	
	A. campestre L.	.	.	+	.	.	.	*	224, 244
	Impatiens Nolitangere L. .	+	+	+	.	?	3	.	
*	I. parviflora DC.	.	.	.	.	.	.	.	
	Rhamnus cathartica L. .	.	.	+	.	+	5	*	
	R. Frangula L.	+	+	+	.	+	3	*	
	Tilia parvifolia Ehrh. . .	.	.	+	.	.	3	*	106

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Tilia grandifolia Ehrh.[88] .	.	.	+	.	.	.	.	106, 224, 244
?	Lavatera thuringiaca L. .	.	.	⌗	.	.	.	.	56—57
?	Althaea officinalis L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
?	Malva moschata L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	M. Alcea L.	.	.	+	.	.	.	.	
?	M. silvestris L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	M. neglecta Wallr. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
?	M. borealis Wallm. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Hypericum pulchrum L. .	.	.	?	+	+	4	.	243
	H. montanum L.	.	.	+	.	.	3	.	
	H. hirsutum L.	.	.	+	.	.	3	.	
	H. tetrapterum Fr. . . .	.	.	+	+	+	.	.	
	H. quadrangulum L. . .	+	+	+	.	+	3	.	
	H. perforatum L. . . .	?	.	+	+	+	3	.	
	H. humifusum L.	.	.	+	+	+	.	.	
	Elatine Hydropiper L.[89] .	+	+	+	.	.	6	.	
	E. triandra Schk. . . .	+	+	+	.	.	6	.	
	E. hexandra (Lap.) . . .	.	.	+	.	.	6	.	
	E. Alsinastrum L. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	Myricaria germanica (L.) .	⊙	+	.	.	.	3	.	69
	Helianthemum procumbens Dun.	.	.	⌗	.	.	.	.	77—80, 85, 86, 90, 91, 123 bis 125, 225
	H. oelandicum Wahlenbg.	.	.	⌗	.	.	.	.	79—80, 123 bis 125
	H. Chamaecistus Mill. . .	?	?	⌗	.	.	.	.	91
. ?	Viola odorata L.	.	.	.	.	.	.	.	
	V. hirta L.	.	.	+	.	.	.	.	
	V. collina Bess.	+	+	+	.	.	3	.	
	V. umbrosa [Wahlenbg.] .	.	.	.	.	.	.	.	
	V. uliginosa Bess. . . .	.	.	+	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Viola suecica Fr. . . .	.	.	.	.	.	.	*	
	V. epipsila Led.	—	+	+	.	.	2	.	
	V. palustris L.	—	+	+	+	+	2	*	
	V. mirabilis L.	+	+	+	.	.	3	.	
	V. silvatica Fr.	+	+	+	+	?	3	.	
	V. Riviniana Rchb. . . .	+	+	+	+	?	.	.	
	V. arenaria DC.	+	+	+	.	.	.	.	
	V. canina L.[90])	—	+	+	+	+	2	.	
	V. stagnina Kit.	.	.	+	.	.	.	.	
	V. pratensis M. u. K. . .	.	.	+	.	.	.	.	
	V. elatior Fr.	.	.	+	.	.	.	.	
	V. biflora L.	△	+	.	.	.	1	.	
	V. tricolor L.	⊙	+	+	+	+	3	.	
?	V. arvensis Murr. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Daphne Mezereum L. . .	+	+	+	.	.	3	.	
	Hippophaës rhamnoides L.	⊙	+	.	.	.	3	*	66—71
	Lythrum Salicaria L. . .	+	+	+	+	+	.	.	
	Peplis Portula L. . . .	+	+	+	+	+	6	.	
*	Oenothera biennis L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Epilobium angustifolium L.	—	+	+	+	+	2	.	
	E. hirsutum L.	.	.	+	+	+	.	.	
	E. parviflorum Schreb. . .	.	.	+	+	+	6	.	
	E. montanum L.	+	+	+	+	+	3	.	
	E. hypericifolium Tausch	.	.	.	.	.	.	.	
	E. collinum Gmel. . . .	+	+	+	.	.	3	.	
	E. lanceolatum Seb. u. Mauri	.	.	+	.	.	.	.	
	E. adnatum Griseb. . . .	.	.	+	.	?	6	.	
	E. Lamyi F. Schltz. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	E. obscurum Schreb. . .	.	.	+	+	+	.	.	
	E. roseum Schreb. . . .	.	.	+	+	+	.	.	
	E. palustre L.	—	+	+	+	+	2	.	
	E. davuricum Fischer . .	△	+	.	.	.	1	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Epilobium anagallidifolium Lam.	△	?	.	.	.	1	.	
	E. lactiflorum Hausskn. .	△	?	.	.	.	1	.	
	E. alsinifolium Vill. . . .	△	+	.	.	.	1	.	
	E. Hornemanni Rchb.[91] .	△	+	.	.	.	1	.	
	Circaea lutetiana L. . .	.	.	+	+	+	4	.	
	C. intermedia Ehrh. . .	.	.	+	.	.	4	.	
	C. alpina L.	+	+	+	.	.	3	.	
	Trapa natans L.[92] . . .	.	.	+	.	.	.	*	
	Myriophyllum verticillatum L.	+	+	+	?	+	.	.	
	M. spicatum L.[93] . . .	—	+	+	+	+	2	*	
	M. alterniflorum DC. . .	—	+	.	+	+	2	*	
	Hippuris vulgaris L. . .	—	+	+	+	+	2	*	
	Hedera Helix L.	.	.	+	+	+	4	*	
	Hydrocotyle vulgaris L. .	.	.	+	+	+	4	.	
	Eryngium maritimum L. .	.	.	?	+	+	5	.	●
	Sanicula europaea L. . .	.	.	+	+	+	4	.	
*	Coriandrum sativum L. .	.	.	.	.	.	.	.	
?	Conium maculatum L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Pleurospermum austriacum (L.)	.	.	+	.	.	.	.	202
	Bupleurum tenuissimum L.	.	.	?	.	+	.	.	
	Apium graveolens L. . .	.	.	?	+	+	.	.	
	Cicuta virosa L.	⊙	+	+	.	.	.	*	
	Carum Carvi L.	⊙	+	+	.	.	.	.	
	Bunium flexuosum Stokes	.	.	.	+	+	4	.	138
?	Falcaria vulgaris Bernh. .	.	.	.	.	.	.	.	
	Sium latifolium L. . . .	?	.	+	.	+	.	*	
	Berula angustifolia (L.) .	.	.	+	+	+	6	.	
	Helosciadium inundatum (L.)	.	.	.	+	+	.	.	138, 244
	Pimpinella magna L. . .	.	.	+	.	.	.	.	

		I 1	I 2	II	III 1	III 2	IV	V	VI
	Pimpinella Saxifraga L. .	—	+	+	+	?	3	.	
	Aegopodium Podagraria L.	+	+	+	+	+	.	.	
*	Myrrhis odorata (L.) . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Chaerophyllum temulum L.	.	.	+	+	?	.	.	
?	Ch. aureum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Anthriscus silvestris (L.) .	—	+	+	+	+	2	.	
*	A. Cerefolium (L.) . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	A. vulgaris Pers.	.	.	+	.	?	.	.	
*	Scandix Pecten L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Torilis Anthriscus L. . .	.	.	+	+	+	3	.	
	Libanotis montana Crantz	.	.	#	.	.	5	.	
	Aethusa Cynapium L. . .	?	.	+	+	?	.	.	
	Oenanthe fistulosa L. . .	.	.	+	+	+	.	.	
	O. Phellandrium Lam. . .	?	.	+	+	+	.	*	
	Selinum Carvifolia L. . .	.	.	+	.	.	5	.	
	Cnidium venosum (Hoffm.)	.	.	+	.	.	.	.	110
?	Meum athamanticum Jacq.	△	+	.	.	.	2	.	244
	Silaus pratensis (Lam.) .	.	.	+	.	.	.	.	
	Haloscias scoticum (L.)[94]	△	+	.	+	.	2	.	
	Conioselinum tataricum Fisch.	△	.	.	.	.	2	.	
*	Levisticum officinale Kch.	.	.	.	.	.	.	.	
	Angelica silvestris L. . .	—	+	+	+	+	2	*	
	Archangelica litoralis Fr. .	.	.	.	.	.	2	.	
	A. officinalis Fr.	△	+	.	.	.	2	.	
	Peucedanum Oreoselinum (L.)	.	.	#	.	.	.	.	52—53
	P. palustre (L.)	⊙	+	+	?	+	.	*	
	Imperatoria Ostruthium L.	+	+	.	.	.	.	.	
	Pastinaca sativa L. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	Heracleum sibiricum L. .	⊙	+	+	.	.	3	.	
	H. Sphondylium L.[95] . .	.	.	+	+	?	4	.	

	I		II	III		IV	V	VI
	1	2		1	2			
Daucus Carota L. . . .	.	.	+	+	?	.	.	
Laserpitium latifolium L. .	.	.	+	.	.	5	.	
Cornus sanguinea L. . .	.	.	+	.	?	5	*	
C. suecica L.	—	+	.	.	.	2	*	
Pirola chlorantha Sw. . .	+	+	+	.	.	3	.	
P. rotundifolia L.[96]) . .	—	+	+	.	?	1	.	
P. media Sw.	+	+	+	.	.	.	.	
P. minor L.	—	+	+	.	?	2	.	
Ramischia secunda (L.) .	—	+	+	.	.	2	.	
Moneses uniflora (L.) . .	—	+	+	.	.	3	.	
Chimophila umbellata (L.)	+	+	+	.	.	5	.	
Monotropa hirsuta Rth. .	?	.	+	.	.	3?	.	
M. glabra Rth.	?	.	+	.	.	3	.	
Ledum palustre L. . . .	—	+	+	.	.	1	*	
Rhododendrum lapponicum (L.)	△	.	.	.	.	1	.	
Loiseleuria procumbens (L.)	△	+	.	.	.	1	*	
Phyllodoce coerulea (L.) .	△	+	.	.	.	1	*	● 72
Andromeda polifolia L. .	—	+	+	+	+	1	*	
A. tetragona L.	△	.	.	.	.	1	.	
A. hypnoides L.	△	+	.	.	.	1	.	72
Arctostaphylos uva ursi (L.)	—	+	+	.	.	1	*	
A. alpina (L.)	△	+	.	.	.	1	*	72—73
Vaccinium Myrtillus L. .	—	+	+	+	+	2	*	30
V. uliginosum L.	—	+	+	+	+	1	*	70
V. Vitis idaea L. . . .	—	+	+	+	+	1	*	
Oxycoccos palustris Pers.	—	+	+	+	+	1	*	
O. microcarpus Turcz. . .	—	+	.	.	.	.	*	
Calluna vulgaris (L.) . .	—	+	?	+	+	2	*	38, 202
Erica Tetralix L. . . .	.	.	.	+	+	4	.	38
E. cinerea L.	.	.	.	+	+	4	.	138—139
Diapensia lapponica L. .	△	+	.	.	.	1	*	72

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Trientalis europaea L.	—	+	+	.	?	2	.	
	Lysimachia vulgaris L.	+	+	+	+	+	3	.	
	L. Nummularia L.	.	.	+	+	?	.	.	
	L. nemorum L.	.	.	+	+	?	4	.	
	L. thyrsiflora L.	⊙	+	+	+	+	.	*	
*	Anagallis arvensis L.	.	.	.	.	.	5	.	
*	A. coerulea Schreb.	.	.	.	.	.	.	.	
	Centunculus minimus L.	.	.	+	?	+	.	.	
	Samolus Valerandi L.	.	.	?	+	+	.	.	
	Glaux maritima L.	—	+	?	+	+	2	.	
	Primula officinalis [L.]	+	+	+	.	.	3	.	
	P. elatior [L.]	.	.	+	.	.	.	.	
	P. acaulis [L.]	.	.	.	+	?	4	.	
	P. farinosa L.	△	+	.	.	.	.	.	
	P. scotica Hook.	△	.	.	.	.	1	.	
	P. stricta Horn.	△	+	.	.	.	1	.	72
	P. sibirica Jacq.	△	.	.	.	.	1	.	
	Androsaces septentrionale L.	?	?	♯	.	.	1	.	
	Hottonia palustris L.	.	.	+	.	+	.	.	
	Statice Behen Drej.	.	.	.	.	.	.	.	
	St. rariflora Drej.	.	.	.	.	.	5	.	
	Armeria elongata [Hoffm.]	.	.	+	.	.	.	.	
	A. maritima (Mill.)	?	.	.	+	+	3	.	
	A. sibirica Turcz.	△	?	.	.	.	1	.	
	Fraxinus excelsior L.	.	.	+	?	?	3	*	
	Ligustrum vulgare L.	.	.	+	.	.	5	.	
	Gentiana purpurea L.	△	.	.	.	.	2	.	
	G. Burseri Lap.	△	.	.	.	.	2	.	
	G. Pneumonanthe L.	.	.	+	+	+	6	.	
	G. serrata Gunn.	△	+	.	.	.	1	.	
	G. involucrata Rottb.	△	+	.	.	.	1	.	
	G. nivalis L.	△	+	.	.	.	1	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Gentiana tenella Rottb.	△	.	.	.	.	1	.	
	G. baltica Murb.[97]	.	.	♯	?	?	.	.	
	G. campestris Murb.	△	+	.	?	?	3	.	
	G. Amarella L.	.	.	.	.	.	2	.	
	G. uliginosa Willd.	.	.	.	.	.	.	.	
	Erythraea Centaurium (L.)	.	.	+	+	+	.	.	
	E. pulchella (Sw.)[98]	.	.	+	.	+	6	.	
*	Limnanthemum nymphaeoides (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
	Menyanthes trifoliata L.	—	+	+	+	+	2	*	
	Cynanchum Vincetoxicum (L.)	.	.	+	.	.	.	.	
	Convolvulus arvensis L.	+	+	+	+	+	5	.	
	Calystegia sepium (L.)	.	.	+	.	+	3	.	
	Cuscuta europaea L.	+	+	+	.	?	3	.	
	C. halophyta Fr.	.	.	.	.	.	.	.	
?	C. Trifolii Bab.	.	.	.	.	.	.	.	
?	C. Epithymum L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	C. Epilinum Weihe	.	.	.	.	.	.	.	
	Polemonium coeruleum L.[99]	—	+	+	.	.	2	.	
	P. pulchellum Bunge	△	.	.	.	.	1	.	
	Symphytum officinale L.	.	.	+	?	+	.	.	
*	S. orientale L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	Anchusa officinalis L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	A. arvensis (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
	Myosotis palustris [L.]	⊙	+	+	+	+	.	.	
	M. caespitosa C. F. Schltz.	—	+	+	+	+	.	.	
	M. silvatica Hoffm.	—	+	+	.	.	2	*?	
	M. arvensis [L.]	+	+	+	+	+	2	.	
	M. stricta Link	+	+	+	.	?	3	.	
	M. versicolor [Pers.]	.	.	+	+	+	5	.	
	M. hispida Schlecht. pat.	.	.	+	.	+	3	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Lithospermum officinale L.	.	.	+	.	.	3	.	91, 214
	L. arvense L.	+	+	+	.	.	.	.	
	Stenhammaria maritima (L.)	△	+	.	?	.	1	.	
	Pulmonaria officinalis L. .	+	+	+	.	.	.	.	
	P. angustifolia L. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	Echium vulgare L. . . .	?	.	♯	.	.	5	.	
?	Cynoglossum officinale L. .	.	.	.	.	.	5	.	
?	Echinospermum Lappula (L.)	.	.	.	.	.	3	.	
	E. deflexum (Wahlenbg.) .	—	+	.	.	.	3	.	
*	Asperugo procumbens L. .	.	.	.	.	.	.	.	
?	Verbena officinalis L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Elsholzia Patrinii (Lep.) .	.	.	.	.	.	.	.	
	Mentha silvestris L. . .	.	.	+	.	.	.	.	
	M. nemorosa Willd. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
*	M. viridis L.	.	.	.	.	.	.	.	
	M. aquatica L.	?	.	+	+	+	4	.	
	M. arvensis L.	⊙	+	+	+	+	.	.	
	Lycopus europaeus L. . .	+	+	+	+	+	.	*	
	Salvia pratensis L. . . .	.	.	♯	.	.	.	.	
*	S. verticillata L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Origanum vulgare L. . .	+	+	+	.	.	3	.	
	Thymus Serpyllum L. . .	—	+	+	+	.	1	.	
	Th. Chamaedrys Fr. . .	.	.	+	.	.	5	.	
	Calamintha Acinos (L.) .	+	+	+	.	.	3	.	
	Clinopodium vulgare L. .	+	+	+	.	.	3	.	
*	Nepeta Cataria L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Glechoma hederacea L. .	+	+	+	+	+	3	.	
	Dracocephalum Ruyschiana L.[100])	?	?	+	.	.	3	.	
*	Dr. thymiflorum L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Lamium album L. . . .	.	.	+	?	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
?	Lamium maculatum L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	L. purpureum L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	L. hybridum Vill.	.	.	.	.	.	.	.	
?	L. intermedium Fr.	.	.	.	.	.	.	.	
?	L. amplexicaule L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Galeobdolon luteum Huds.	.	.	+	.	.	.	.	
	Galeopsis latifolia Hoffm.	+	+	+	.	.	3	.	
	G. angustifolia Ehrh.	.	.	#	.	.	.	.	
	G. Tetrahit L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
	G. bifida Bönngh.	⊙	+	+	.	.	.	.	
	G. speciosa Mill.	⊙	+	+	?	?	.	.	
	G. pubescens Bess.	?	.	+	.	.	.	.	
	Stachys silvatica L.[101])	⊙	+	+	+	+	3	*	
	St. palustris L.	+	+	+	+	+	.	.	
*	St. arvensis L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Betonica officinalis L.	.	.	+	.	.	.	.	
?	Marrubium vulgare L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	Ballote nigra L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Leonurus Cardiaca L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Scutellaria galericulata L.	+	+	+	+	+	.	.	
	Sc. hastifolia L.	.	.	+	.	.	.	.	
	Brunella vulgaris L.	⊙	+	+	+	+	.	.	
	Br. grandiflora [L.]	.	.	#	.	.	.	.	63, 126—127, 199
	Ajuga reptans L.	.	.	+	+	+	6	.	
	A. pyramidalis L.	⊙	+	+	.	.	2	.	
	A. genevensis L.	.	.	+	.	.	.	.	
	Teucrium Scordium L.	.	.	+	.	.	.	.	
	T. Scorodonia L.[102])	.	.	#	?	?	6	.	
*	Lycium barbarum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Solanum Dulcamara L.	+	+	+	+	+	3	*	
*	S. nigrum L.	.	.	.	.	.	5	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
*	Solanum humile Bernh. .	.	.	.	.	.	.	.	
*	S. miniatum Bernh. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	S. villosum [L.]	.	.	.	.	.	.	.	
*	Hyoscyamus niger L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Datura Stramonium L. .	.	.	.	.	.	.	.	
?	Verbascum phlomoides L.	.	.	.	.	.	.	.	
	V. thapsiforme Schrad. .	.	.	+	.	.	.	.	
	V. Thapsus L.	+	+	+	.	.	3	.	
	V. nigrum L.	?	.	+	.	.	3	.	
?	V. Lychnitis L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Scrophularia nodosa L. .	+	+	+	+	+	3	.	
*	Scr. Scopolii Hoppe [103] .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Scr. vernalis L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	Antirrhinum Orontium L. .	.	.	.	.	.	.	.	
	Linaria vulgaris Mill. . .	+	+	+	+	+	3	.	
*	L. supina (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
*	L. striata (Lam.)	.	.	.	.	.	.	.	
?	L. minor (L.)	.	.	.	.	.	5	.	
*	L. Elatine (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
	Limosella aquatica L. . .	—	+	+	?	+	2	.	
	Digitalis purpurea L. . .	.	.	#	?	?	4	.	243
	Veronica longifolia L. . .	—	+	+	.	.	2	.	
	V. spicata L.	.	.	#	.	.	5	.	63
	V. officinalis L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
	V. Chamaedrys L. . . .	⊙	+	+	+	+	3	.	
	V. montana L.	.	.	+	.	.	.	.	
	V. scutellata L.	⊙	+	+	+	+	2	.	
	V. Anagallis L.	.	.	+	+	+	.	.	
	V. Beccabunga L. . . .	+	+	+	+	+	.	.	
	V. saxatilis Scop. . . .	△	+	.	.	.	1	.	
	V. alpina L.	△	+	.	.	.	1	.	
	V. serpyllifolia L. . . .	—	+	+	+	+	2	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Veronica arvensis L.	+	+	+	+	+	3	.	
*	V. peregrina L.	.	.	.	.	.	.	.	
	V. verna L.	+	+	+	.	.	3	.	
	V. triphyllos L.	.	.	+	.	.	.	.	
?	V. agrestis L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	V. opaca Fr.	.	.	.	.	.	.	.	
?	V. polita Fr.	.	.	.	.	.	.	.	
*	V. Tournefortii Gmel.	.	.	.	.	.	.	.	
	V. hederifolia L.	.	.	+	+	+	.	.	
	Bartschia alpina L.	△	+	.	.	.	1	.	72
	Odontites rubra Gilib.	+	+	+	+	+	6	.	
	O. litoralis Fr.[104])	.	.	.	.	.	.	.	
	Rhinanthus major Ehrh.	+	+	+	?	+	3	.	
?	Rh. hirsutus Lam.	.	.	.	.	.	.	.	
	Rh. minor Ehrh.	—	+	+	+	+	2	.	
	Pedicularis Sceptrum Carolinum L.	—	+	?	.	.	2	.	73
	P. palustris L.	—	+	+	+	+	2	*	
	P. silvatica L.	+	+	+	+	+	4	.	
	P. lapponica L.	△	+	.	.	.	1	.	72
	P. hirsuta L.	△	.	.	.	.	1	.	
	P. flammea L.	△	.	.	.	.	1	.	
	P. Oederi Vahl	△	.	.	.	.	1	.	
	Melampyrum cristatum L.	?	.	+	.	.	5	.	
?	M. arvense L.	.	.	.	.	.	.	.	
	M. nemorosum L.	.	.	+	.	.	.	.	
	M. pratense L.	—	+	+	+	?	2	.	
	M. silvaticum L.[105])	—	+	?	.	.	2	.	
	Pinguicula vulgaris L.	—	+	.	+	+	2	.	
	P. alpina L.[106])	△	+	.	.	.	1	.	
	P. villosa L.	△	+	.	.	.	1	.	
	Utricularia vulgaris L.	⊙	+	+	+	+	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Utricularia neglecta Lehm.	.	.	+	.	.	.	.	
	U. intermedia Hayne . .	—	+	+	.	.	.	.	
	U. ochroleuca Hartm. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	U. minor L.	—	+	+	+	+	2	.	
	U. Bremii Heer	.	.	.	.	.	.	.	
	Lathraea Squamaria L. .	.	.	+	.	.	.	.	
	Orobanche elatior Sutt. .	.	.	♯	.	.	.	.	
	O. pallidiflora W. u. Gr. .	.	.	♯	.	.	.	.	
	Globularia vulgaris L. . .	.	.	♯	.	.	.	.	77, 90—91, 225, 236
	Plantago major L. . . .	—	+	+	+	+	.	.	
	Pl. media L.	+	+	+	.	.	3	.	
	Pl. lanceolata L.	+	+	+	+	+	4	.	
	Pl. minor Fr.	.	.	.	.	.	.	.	
	Pl. maritima L.	—	+	+	+	+	2	.	
	Pl. borealis Lange . . .	△	?	.	.	.	1	.	
	Pl. Coronopus L.	.	.	.	+	+	.	.	
	Litorella lacustris L. . .	+	+	.	+	+	.	.	
*	Sherardia arvensis L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Asperula tinctoria L. . .	.	.	♯	.	.	.	.	127, 199
	A. odorata L.	+	+	+	+	+	3	.	
	Galium boreale L. . . .	—	+	+	.	.	2	.	
	G. rotundifolium L. . . .	.	.	♯	.	.	.	.	75, 102
	G. triflorum Mchx. . . .	—	+	?	.	.	2	.	
	G. trifidum L.[107])	—	+	?	.	.	2	.	
	G. palustre L.	—	+	+	+	+	2	*	
	G. saxatile L.	.	.	.	+	+	4	.	
	G. uliginosum L.	—	+	+	+	+	2	.	
	G. silvestre Poll.	.	.	+	.	.	5	.	
	G. Mollugo L.	+	+	+	.	+	5	.	
	G. verum L.	+	+	+	+	+	3	.	
	G. Aparine L.	.	.	+	+	+	3	.	

		I 1	I 2	II	III 1	III 2	IV	V	VI
*	Galium Vaillantii DC. . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	G. spurium L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Lonicera Xylosteum L. .	+	+	+	.	.	3	.	
	L. coerulea L.	—	+	.	.	.	.	.	
	L. Periclymenum L. . .	.	.	+	+	?	4	.	
	Linnaea borealis L.[108]) . .	—	+	?	.	.	2	.	
	Viburnum Opulus L. . .	+	+	+	+	+	3	*	
	Sambucus nigra L. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
*	S. Ebulus L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Adoxa Moschatellina L. .	—	+	+	+	.	3?	.	
	Valeriana officinalis L. .	—	+	+	+	+	.	.	
	V sambucifolia Mik. . .	.	.	+	.	.	2	.	
	V. dioica L.	.	.	+	.	+	.	.	
?	Valerianella olitoria [L.] .	.	.	.	.	.	.	.	
*	V. Morisonii (Spr.) . . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Dipsacus pilosus L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Knautia arvensis (L.) . .	+	+	+	+	?	3	.	
	Succisa pratensis Moench	+	+	+	+	+	4	.	
	Scabiosa Columbaria L. .	.	.	+	.	.	.	.	
	Sc. canescens W. u. K. . .	.	.	#	.	.	.	.	63
*	Bryonia alba L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Campanula barbata L. . .	△	.	.	.	.	2	.	
	C. Cervicaria L.	+	+	+	.	.	3	.	
	C. glomerata L.	?	.	+	.	.	.	.	91
	C. latifolia L.	+	+	+	.	.	2	.	
	C. Trachelium L. . . .	?	.	+	.	.	5	.	
?	C. rapunculoides L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	C. patula L.	+	+	+	.	.	.	.	
*	C. Rapunculus L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	C. persicifolia L.	+	+	+	.	.	3	.	
	C. rotundifolia L. . . .	—	+	+	+	+	1	.	
	C. uniflora L.	△	.	.	.	.	1	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Phyteuma spicatum L.	△	+	.	.	.	2	.	
	Jasione montana L.	.	.	+	+	+	5?	.	
	Lobelia Dortmanna L.	—	+	.	?	?	4	.	
	Eupatorium cannabinum L.	.	.	+	.	+	5	.	
	Solidago Virgaurea L.	—	+	+	+	?	2	.	
	Bellis perennis L.	.	.	+	+	+	4	.	
	Aster Tripolium L.	—	+	?	+	+	2	.	
	A. sibiricus L.	△	.	.	.	.	.	.	
	A. Linosyris (L.)	.	.	#	.	.	.	.	133
*	Erigeron canadensis L.	.	.	.	.	.	.	.	
	E. acer L.	—	+	#	.	+	3	.	
	E. rigidus Fr.	.	.	.	.	.	.	.	
	E. Mülleri Lund	.	.	.	.	.	.	.	
	E. elongatus Led.	△	+	.	.	.	1	.	
	E. alpinus L.	△	+	.	.	.	1	.	
	E. uniflorus L.	△	+	.	.	.	1	.	72
	Filago germanica L.	.	.	#	.	.	.	.	
	F. montana L.	+	+	#	.	.	3	.	
	F. minima (Sm.)	.	.	+	.	+	5	.	
	Antennaria dioica (L.)	—	+	+	+	+	2	.	
	A. alpina (L.)	△	+	.	.	.	1	.	
	A. carpatica (Wahlenbg.)	△	.	.	.	.	1	.	
	Gnaphalium luteo-album L.	.	.	+	.	?	.	.	
	G. uliginosum L.	—	+	+	+	+	.	.	
	G. supinum L.	△	+	.	.	.	1	.	
	G. silvaticum L.	⊙	+	+	+	+	3	.	
	G. norvegicum Gunn.	△	+	.	.	.	2	.	
	Helichrysum arenarium (L.)	.	.	#	.	.	.	.	
*	Inula Helenium L.	.	.	.	.	.	.	.	
	I. Britannica L.	.	.	+	.	?	.	.	
	I. salicina L.	.	.	+	.	.	5	.	63, 189
	I. ensifolia L.	.	.	#	.	.	.	.	49—50

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Inula Conyza DC.	.	.	#	.	.	.	.	
	Pulicaria vulgaris Grtn. .	.	.	+	.	.	.	.	
	P. dysenterica (L.) . . .	.	.	+	.	.	6	.	
*	Xanthium strumarium L. .	.	.	.	.	.	.	.	
*	X. spinosum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Bidens tripartitus L. . .	+	+	+	+	+	.	*?	
	B. radiatus Thuill. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	B. cernuus L.	+	+	+	+	+	6	.	
	Anthemis tinctoria L. . .	?	.	#	.	.	5	.	
?	A. arvensis L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	A. Cotula L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Achillea Ptarmica L. . .	+	+	+	+	+	.	.	
	Ach. Millefolium L. . . .	—	+	+	+	+	2	.	
*	Matricaria Chamomilla L.	.	.	.	.	.	.	.	
*	M. discoidea DC. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	M. inodora L.	—	+	+	+	+	.	.	
	Tanacetum vulgare L. . .	⊙	+	+	.	?	3	.	
*	T. Parthenium (L.) . . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Chrysanthemum segetum L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Leucanthemum vulgare Lmk.	—	+	+	+	+	3	.	
*	Artemisia Absinthium L. .	.	.	.	.	.	5	.	
	A. rupestris L.[109]) . . .	?	?	?	.	.	.	.	57—63, 71
	A. laciniata Willd. . . .	△	+	.	.	.	.	.	57—63, 71
*	A. Stelleriana Bess.[110]) . .	.	.	.	.	.	.	.	
	A. norvegica Fr.	△	.	.	.	.	1	.	163—164
	A. vulgaris L.	⊙	+	+	+	+	3	.	
	A. campestris L.	?	.	+	.	.	5	.	
	A. maritima L.	.	.	?	.	+	.	.	
?	Cotula coronopifolia L. .	.	.	.	.	.	.	.	
	Tussilago Farfara L. . .	—	+	+	+	+	2	.	
?	Petasites officinalis Moench	.	.	.	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Petasites albus (L.) . . .	.	.	△	.	.	6	.	75—76
	P. tomentosus (Ehrh.) . .	.	.	+	.	.	.	.	
	P. frigidus (L.)	△	?	.	.	.	1	.	
	Arnica montana L. . . .	.	.	+	.	+	4	.	
	A. alpina [L.]	△	.	.	.	.	1	.	
	Tephroseris palustris (L.) .	.	.	+	.	+	.	.	
	T. campestris (Retz.) . .	?	?	?	.	.	.	.	89—90
	Senecio paludosus L. . .	.	.	+	.	.	.	.	
	S. aquaticus Huds. . . .	.	.	+	+	+	4	.	
	S. Jacobaea L.	.	.	+	+	+	4	.	
	S. erucifolius L.	.	.	+	.	.	.	.	
*	S. vernalis W. u. K.. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	S. viscosus L.	?	.	+	.	.	.	.	
	S. silvaticus L.	?	.	+	+	+	4	.	
?	S. vulgaris L.	.	.	.	.	.	3	.	
*	Echinops sphaerocephalus L.	.	.	.	.	.	.	.	
	Carlina vulgaris L. . . .	.	.	+	.	.	5	.	
	Lappa tomentosa (Mill.) .	+	+	+	.	.	.	.	
	L. minor (Schk.)	+	+	+	+	?	3	.	
	L. nemorosa (Lej.) . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	L. officinalis All.	.	.	+	.	?	.	.	
	Carduus nutans L. . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	C. acanthoides L. . . .	.	.	‡‡	.	.	5	.	
	C. crispus L.	+	+	+	.	+	.	.	
	Cirsium lanceolatum (L.) .	+	+	+	+	+	.	.	
?	C. canum (L.)	.	.	.	.	.	.	.	
	C. palustre (L.)	+	+	+	+	+	.	.	
	C. heterophyllum L. . .	—	+	+	.	.	2	.	
	C. oleraceum (L.) . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	C. acaule (L.)	.	.	+	.	.	5	.	
*	C. bulbosum DC.	.	.	.	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
?	Cirsium rivulare Lk. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	C. arvense (L.)	+	+	+	+	+	3	.	
*	Onopordon Acanthium L. .	.	.	.	.	.	.	.	
	Saussurea alpina (L.) . .	△	+	.	.	.	1	.	72
	Serratula tinctoria L. . .	.	.	+	.	.	5	.	
	Centaurea Scabiosa L. . .	?	.	+	.	.	3	.	
*	C. Cyanus L.	.	.	.	.	.	.	.	
	C. pseudophrygia C. A. Mey.	+	+	.	.	.	4	.	
	C. nigra L.[111])	.	.	#	.	.	4	.	
	C. decipiens Thuill. . . .	.	.	#	.	.	4	.	
	C. Jacea L.	+	+	+	.	.	3	.	
?	Cichorium Intybus L. . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Mulgedium alpinum (L.) .	—	+	.	.	.	2	.	
	M. sibiricum (L.)	△	?	.	.	.	2	.	
	Sonchus palustris L. . .	.	.	+	.	.	.	.	
	S. arvensis L.	—	+	+	+	+	.	.	
?	S. oleraceus L.	.	.	.	.	.	.	.	
?	S. asper [L.]	.	.	.	.	.	.	.	
*	Lactuca Scariola L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	L. quercina L.	.	.	#	.	.	.	.	49—52, 93 bis 94, 221
	L. muralis (L.)	+	+	+	?	?	3	.	
	Lampsana communis L. .	+	+	+	+	+	3	.	
	Tragopogon pratensis L. .	.	.	+	.	.	.	.	
	Tr. minor Mill.	.	.	+	.	.	.	.	
*	Tr. porrifolius L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
*	Tr. crocifolius L. . . .	.	.	.	.	.	.	.	
	Scorzonera humilis L. . .	.	.	+	.	.	6	.	
	Picris hieracioides L. . .	.	.	+	.	.	.	.	
	Crepis paludosa (L.) . .	—	+	+	+	+	2	.	
	C. biennis L.	.	.	+	.	.	.	.	
*	C. nicaeensis Balb. . . .	.	.	.	.	.	.	.	

		I		II	III		IV	V	VI
		1	2		1	2			
	Crepis tectorum L. . . .	⊙	+	+	+	+	3	.	
?	C. virens L.	.	.	.	.	.	.	.	
	C. multicaulis Led. . . .	△	.	.	.	.	2	.	
	C. praemorsa (L.) . . .	.	.	+	.	.	.	.	
	Taraxacum offic. Web.[112])	—	+	+	+	+	1,3	.	
	Leontodon hispidus L. . .	?	.	+	.	?	4	.	
	L. autumnalis L.	—	+	+	+	+	2	.	
	Hypochoeris maculata L. .	⊙	+	+	.	.	.	.	
	H. radicata L.	.	.	+	+	+	4	.	
	H. glabra L.	.	.	+	.	?	.	.	
	Arnoseris minima (L.) . .	.	.	+	.	?	.	.	

Eine Anzahl von neuerdings eingeschleppten oder verwilderten Arten wurde in den Tabellen übergangen, so z. B. *Conringia orientalis (L.), Brassica lanceolata Lange, Lepidium perfoliatum L., L. virginicum L., Salvia silvestris L., Mimulus luteus L.*

Anmerkungen zu den Tabellen.

1) Mit Einschluss von *Juniperus nana Willd.*

2) Mit Einschluss von *Picea obovata Led.* und *P. medioxima Nyl.*

3) Einschliesslich der Varietät *lapponica Fr.* = *P. Frieseana Wich.*

4) = *Sparganium hyperboreum Laest.*

5) Nach FRIES = *Sp. natans L.*, vgl. ASCHERSON und GRÄBNER, Synopsis der mitteleuropäischen Flora 1. Bd. (1896—1898) S. 292.

6) Vgl. ASCHERSON u. GRÄBNER, a. a. O. S. 289—291.

7) Vgl. ASCHERSON u. GRÄBNER, a. a. O. S. 280—284.

8) Einschl. *Potamogeton sparganiifolius Laest.*

9) Vgl. ALMQUIST in HARTMAN's Handbok i Skandinaviens Flora 12. Aufl. 1. Heft (1889) S. 45.

10) Mit Einschl. von *P. Zizii Mert. u. Koch.*

11) *Potamogeton nitens Web.* ist nach ALMQUIST (a. a. O. S. 49) = *P. gramineus* × *perfoliatus.*

12) TH. FRIES sagt [Menniskans inflytande på den svenska florans nuvarande sammansättning, Bot. Not. 1886 S. 107—111 (108)] über *Potamogeton densus* und *trichoides*: Genom djur (flyttfoglar) hafva — likaledes på senare tiden — knappast mer än tvenne (P. tr. och d.) måhända blifvit införda från sydligare trakter.

13) Die Art ist wahrscheinlich wie *Najas flexilis (Willd.)* in der kalten Periode eingewandert und hat sich später wie diese an höhere Wärme angepasst.

14) Mit Einschluss von *Potamogeton vaginatus Turcz.*

15) Mit Einschluss von *Ruppia brachypus Gay.*

16) *Alisma Michaletii Asch. u. Gräbn.* und *A. arcuatum Mich.*

17) *Hierochloë australis (Schrad.)* kommt oder kam wohl nicht in Skandinavien vor, vgl. HARTMAN's Handbok 11. Aufl. S. 529. *H. setifolia Htm.* (vgl. HARTMAN, a. a. O.) scheint eine ganz zweifelhafte Pflanze zu sein, vgl. ASCHERSON und GRÄBNER, a. a. O. 2. Bd. S. 29.

18) Sie hat wie *Oxytropis campestris* in Skandinavien, wo sie nur auf der Insel Gotland vorkommt, ihre klimatische Anpassung vollständig gewechselt.

19) Mit Einschluss von *Calamagrostis borealis Laest.*

20) Mit Einschluss von *Calamagrostis gracilescens Blytt.*

21) = *Calamagrostis phragmitoides Hartm.*

22) *Calamagrostis baltica (Flügge)* ist ein Bastard zwischen *C. arenaria* und *C. epigeios.*

23) *Deschampsia bottnica* ist während der kalten Periode am Ufer des baltischen Eismeeres entstanden, hat während der Ancyluszeit am Ancylusseee und später, nach dessen Zerfall in einzelne kleinere Seeen, an diesen oder einigen von ihnen gelebt, hat sich nach deren Wiedervereinigung zu einem neuen grossen Ancylusseee im Ausgange der heissen Periode an diesem wieder ausgebreitet und sich an ihm nach seiner Vereinigung mit der Nordsee, wenigstens in den nördlichen, salzarmen Teilen, allerdings vielleicht auch hier nur an wenigen Stellen, von denen sie sich später wieder, und zwar nach Süden bis Småland und zum Gouv. St.-Petersburg, ausgebreitet hat, erhalten.

Gleichzeitig mit dieser Art und aus derselben Stammart haben sich wohl auch *D. laevigata (Sm.)*, welche auf den britischen Inseln, den Färöer, Island, in Grönland, in den Gebirgen der skandinavischen Halbinsel, in Nordfinnland, auf Spitzbergen und Nowaja-Semlja vorkommt, sowie *D. litoralis Reut.*, welche in der Schweiz und im deutschen Bodenseegebiete wächst, gebildet; vgl. dazu Ascherson u. Gräbner, a. a. O. 2. Bd. S. 292—295.

24) Vgl. auch Ascherson u. Gräbner, a. a. O. 2. Bd. S. 381—382.

25) Mit Einschluss von *Poa stricta Lindeberg.*

26) Mit Einschluss von *P. laxiuscula Lge.*

27) Ob zu *Glyceria Borreri Bab.* gehörig?

28) Bezüglich einiger neuerdings unterschiedener Arten vgl. Bot. Notiser 1898 S. 151 u. f.

29) Unter diesem Namen sind hier alle skandinavischen Arten dieser Gruppe mit Ausnahme von *rubra L.* zusammengefasst.

30) Die gegenwärtig in Skandinavien lebenden Individuen dieser Art sind wahrscheinlich Nachkommen von Einwanderern der kalten Periode.

31) Die Art ist vielleicht doch spontan, und zwar in der ersten heissen Periode, nach Skandinavien gewandert.

32) *Triticum acutum DC.* ist ein Bastard von *Tr. junceum L.* und *Tr. repens L.*

33) Betreffs *Scirpus carinatus Sm.*, welcher als auf Gotland vorkommend angegeben wurde, vgl. Johansson, a. a. O. S. 242.

34) Vgl. Bot. Not. 1899 S. 143 u. f.

35) Mit Einschluss von *C. sphagnicola Laest.* (= *gynocrates d. Aut.*, nicht *Wormskj.*).

36) Mit Einschluss von *C. gracilescens Th. Fries.*

37) Mit Einschluss von *C. subloliacea Laest.*

38) Mit Einschluss von *C. grypos Schk.*

39) Mit Einschluss von *C. Gaudiniana Guthn.* Diese wie *C. sphagnicola* sind nach Blytt in 1 eingewandert.

40) Umfasst mehrere nahe verwandte Arten.

41) Umfasst mehrere nahe verwandte Arten.

42) Hierzu und zu verwandten Arten gehört *C. hyperborea Drej. und d. Aut.*, welche auch Bastarde von *C. rigida Good.* und *Goodenoughii Gay* umfasst.

43) Es ist aber auch möglich, dass die Einwanderung nur während des kältesten Abschnittes stattgefunden hat, und dass sich die Art später, nach Ausgang der kalten Periode, in verschiedener Weise neu angepasst und neu ausgebreitet hat.

44) Meines Erachtens fand die Einwanderung dieser Art in die einzelnen grösseren Teile Skandinaviens vor der Ansiedlung der nordischen Birke in diesen statt; die Nachkommen dieser Einwanderer haben sich nach Ausgang der kalten Periode an höhere Wärme angepasst und darauf strichweise mehr oder weniger weit — recht weit z. B. auf Gotland — ausgebreitet.

45) Es ist sehr wahrscheinlich, dass *Carex punctata* und *C. binervis* während der heissen Periode längs der Nordküste des sich damals zwischen Grossbritannien sowie der cimbrischen und der skandinavischen Halbinsel ausdehnenden Landes von ersterem nach Skandinavien gewandert sind und dass die heute in diesem lebenden Individuen Nachkommen dieser Einwanderer sind. Doch können beide Arten auch sprungweise während der ersten kühlen Periode, *C. binervis* auch während des Zeitabschnittes der Ancylussenkung, eingewandert sein. *Carex binervis* ist damals vielleicht direkt über die Nordsee von Grossbritannien nach Skandinavien gelangt, während *C. punctata* vielleicht längs der Süd- und der Ostküste der Nordsee gewandert ist, wo sie gegenwärtig auf den ostfriesischen Inseln Borkum, Juist und Langeoog vorkommt. Dass sie in der ersten kühlen Periode nach Osten gewandert ist, dafür spricht ihr Vorkommen in Westpreussen, wohin sie meines Erachtens nur in dieser Periode gelangt sein kann.

Es ist möglich, dass die Einwanderung von *Carex capillaris* auch noch nach der Ansiedlung der nordischen Birke und der Kiefer in manchen der Gebiete, in welche sie einwanderte, stattfand.

46) Mit Einschluss von *C. hymenocarpa Drej.* = *C. ampullacea borealis Htm.*

47) = *C. pulla Good.*

48) Die Art ist wenigstens in den Westen Skandinaviens bereits während der ersten Phase der kalten Periode eingewandert; sie wächst in Westgrönland, in Ostgrönland und auf Island.

49) Die Einwanderung dieser Art in Skandinavien fällt vielleicht fast ausschliesslich in die Zeit vor der Ansiedlung der nordischen

Birke in ihren speziellen Wohngebieten; ihre heutige Verbreitung hat sie sich aber wohl erst während des Zeitabschnittes der Ancylussenkung und vorzüglich nach Ausgang der kalten Periode, nachdem sie sich neu angepasst hatte, durch Neuausbreitung erworben.

50) Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Art bereits in einem Abschnitte der ersten Phase der kalten Periode eingewandert ist, sich in späterer Zeit an höhere Wärme — und zwar an ein insulares Klima — angepasst und dann im westlichen Norwegen ausgebreitet hat.

51) Mit Einschluss von *L. melanocarpa* (*Rich.*)

52) = *arctica Blytt* und *hyperborea Htm.* nicht *R. Br.*

53) Mit Einschluss von *Luzula sudetica (Willd.)*.

54) Diese Art ist in Skandinavien vielleicht doch während der kalten Periode eingewandert und hat dort wie *Oxytropis campestris* ihre ursprüngliche klimatische Anpassung vollständig eingebüsst.

55) Mit Einschluss von *Allium sibiricum L.* Die Art ist wahrscheinlich in einem frühen Abschnitte der kalten Periode in Skandinavien eingewandert, hat sich nach Ausgang der kalten Periode in verschiedener Weise an höhere Wärme angepasst und dann wieder ausgebreitet; vgl. auch S. 202. Nach Blytt ist *A. sibiricum* in 2 eingewandert.

56) *Epipactis microphylla (Ehrh.)* wächst nicht in Skandinavien, vgl. Ljungström, Bot. Not. 1881 S. 147—151.

57) Die Einwanderung dieser Art fand vielleicht nur während des kältesten Abschnittes der ersten Phase der kalten Periode statt.

58) Mit Einschluss von *Gymnadenia densiflora Wahlenbg.*

59) Mit Einschluss von *Orchis cruenta O. F. Müller.*

60) = *S. depressa Fr.* (*livida Wahlenbg.* u. *cinerascens Wahlenbg.*).

61) Mit Einschluss von *Salix rosmarinifolia L.*

62) *Betula intermedia Thom.* und *B. alpestris Fr.* sind Bastarde von *B. odorata Bechst.* und *B. nana L.*

63) Vgl. hierzu Murbeck in Bot. Not. 1899 S. 16—18.

64) Es lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen, wann, woher und in welcher Weise *Obione pedunculata* — sowie einige andere Halophyten — in das skandinavische Ostseegebiet eingewandert sind. Es ist möglich,

d a s s *Obione* während des heissesten Abschnittes der heissen

Periode durch Vermittlung von Wandervögeln in einem Sprunge aus dem südlichen und südöstlichen Russland nach den Salzwasserseeen, welche, wie oben dargelegt wurde, wohl damals im Ostseebecken bestanden, gelangt ist, dass sie sich während des offenbar nur kurzen Zeitabschnittes gegen Schluss der heissen Periode, während welches das Ostseebecken wieder von einem grossen Süsswasserseee erfüllt war, an dessen Ufern, vielleicht nur in sehr unbedeutender Verbreitung, erhalten und dann, nachdem dieser See mit dem Weltmeere in Verbindung getreten und dadurch sein Wasser salzhaltig geworden war, an ihm, d. h. an der Ostsee, ausgebreitet hat; oder

dass *Obione* nicht in einem grossen Sprunge, sondern über einige Zwischenstationen im mittel- und osteuropäischen Binnenlande, in welchem sie gegenwärtig an einigen Oertlichkeiten des Saalebezirkes wächst, nach den Salzwasserseeen im Ostseebecken gewandert ist — schrittweise oder in kleinen Sprüngen konnte sie selbst während des heissesten Abschnittes der heissen Periode nicht aus dem Südosten nach dem Ostseegebiete vordringen, während dies damals wahrscheinlich *Melilotus dentatus, Bupleurum tenuissimum, Plantago maritima* u. a. möglich war, da diese damals wahrscheinlich nicht kochsalzbedürftig waren —; oder

dass sie während der heissen Periode nur bis nach dem deutschen Binnenlande gewandert ist, wie *Carex secalina Wahlenbg.* und *C. hordeistichos Vill.* — letztere vielleicht auch aus Südwesten —, und, erst nachdem das Ostseebecken wieder von einem Meere erfüllt wurde, aus dem Binnenlande nach diesem Meere durch Vermittlung von Vögeln gelangt ist; oder

dass sie erst damals von Südosten entweder über Zwischenstationen im Binnenlande oder in einem Sprunge nach der Ostsee gelangt ist; im letzteren Falle könnte sie später durch Vermittlung von Vögeln von der Ostsee her nach ihren deutschen binnenländischen Wohnstätten gelangt sein. Meines Erachtens könnte diese Wanderung nur in der zweiten heissen Periode stattgefunden haben; in einer der beiden kühlen Perioden — und wohl auch in der Jetztzeit — würde sich diese Art des Ostens sicher nicht an den Ostseeküsten haben ansiedeln können.

Von Westen kann *Obione pedunculata* nach dem Wieder-

eindringen von Salzwasser in das Ostseebecken in dieses nicht eingewandert sein, denn sie kommt westlich von der Ostsee nur in dem während des heissesten Abschnittes der heissen Periode wohl fast vollständig trockenen Gebiete der Nordsee und des englischen Kanales vor, ihre westlichsten Wohnstätten befinden sich an der Nordküste des Kanales in der englischen Grafschaft Kent — in England geht sie an der Nordseeküste bis Lincoln nach Norden — und an der Südküste desselben im französischen Département Seine-Inférieure. Ebensowenig wie *Obione pedunculata* kann auch *Melilotus dentatus* von Westen in das Ostseebecken eingewandert sein, denn er kommt westlich von Westschonen sowie den Inseln Seeland und Samsö nur in Norder- und Süderdithmarschen an der Westküste der cimbrischen Halbinsel — und nach Nyman, Consp. fl. europ. Suppl. II. S. 89, auch in den Niederlanden — vor. Dasselbe gilt von *Kochia hirsuta.*

Dagegen sind, wie bereits oben — S. 141—142 — angegeben wurde, ohne Zweifel andere Halophyten nach Wiedereindringen von Salzwasser in das Ostseebecken von Westen in dieses eingewandert; zahlreiche von diesen sind ohne Zweifel in der ersten kühlen Periode von den Küsten sprungweise in das deutsche Binnenland eingedrungen, in welches sie zum Teil bereits während der heissen Periode sprungweise oder schrittweise von Südosten eingewandert waren. Wohl mit Bestimmtheit lässt sich eine Einwanderung in das Binnenland von den Küsten für *Limnochloë parvula, Blysmus rufus* und *Batrachium Baudotii* behaupten.

65) Vgl. Murbeck in Bot. Not. 1898 S. 259.

66) *Alsine tenuifolia (L.)* kommt in Skandinavien nicht vor, vgl. Bot. Not. 1879 S. 135.

67) Mit Einschluss von *Th. Kochii Fr.* und *Th. flexuosum Bernh.*

68) Mit Einschluss von *Th. boreale F. Nyl.*

69) Seine Einwanderung in Skandinavien fällt, wie oben dargelegt wurde, wahrscheinlich entweder in den Ausgang der ersten kühlen Periode oder in den Beginn der zweiten heissen Periode, welche letztere sich ganz allmählich aus ersterer entwickelte. In den Beginn der zweiten heissen Periode — und zwar ausschliesslich — fällt vielleicht die sprungweise Einwanderung mancher Formen, welche in

den Tabellen als Einwanderer der ersten kühlen Periode oder sogar als solche der ersten heissen Periode bezeichnet wurden.

70) Hinsichtlich der Artumgrenzung in der Gattung *Batrachium* folge ich A. PIHL, Öfversigt af de svenska arterna af slägtet Batrachium (DC) S. F. Gray, Bot. Not. 1893 S. 58—75.

71) Ob wirklich in Skandinavien vorhanden? (vgl. PIHL, a. a. O. S. 61).

72) Mit Einschluss von *B. confervoides Fr.*

73) *Glaucium luteum* ist vielleicht doch spontan in Skandinavien eingewandert.

74) Mit Einschluss von *Arabis sagittata (Bert.)* und *A. Retziana Beurl.*

75) Mit Einschluss von *Arabis suecica Fr.*

76) *Lunaria rediviva* ist entweder schon in der kalten Periode eingewandert und hat sich später an höhere Wärme angepasst, oder sie ist, ähnlich wie *Petasites albus* — vgl. S. 75—76 —, nachdem sie sich in Ländern südlich oder östlich von der Ostsee an höhere Wärme angepasst hatte, in der heissen Periode eingewandert.

77) Mit Einschluss von *Draba trichella Fr.* und *Dr. lutescens Htm.*

78) Mit Einschluss von *Draba brachycarpa Lindbl.*

79) Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass *Cotoneaster integerrima* bereits in der kalten Periode, und zwar in deren erstem Abschnitte, in Skandinavien eingewandert ist, dass sich aber die überlebenden Nachkommen dieser Einwanderer später sämtlich an höhere Wärme angepasst haben. In Finnisch-Lappland haben sich Nachkommen der Einwanderer dieses Zeitabschnittes in der ursprünglichen oder dieser ähnlichen Anpassung erhalten. Vielleicht ist die Art aber auch in der ersten heissen Periode in Skandinavien eingewandert. Dasselbe gilt von *Cotoneaster nigra.*

80) *Sorbus suecica [L.]* ist wahrscheinlich im Verlaufe der kalten Periode aus Süden oder Südosten in Skandinavien eingewandert, hat hier im Verlaufe der heissen Periode ihr gesamtes Gebiet bis auf eine Stelle eingebüsst, sich an dieser aber an höhere Wärme angepasst und sich dann schritt- und sprungweise, und zwar wohl hauptsächlich gegen Schluss des zweiten Abschnittes und im dritten Abschnitte der ersten heissen Periode sowie im Beginne der zweiten heissen Periode,

Gleichzeitig mit dieser Art und aus derselben Stammart haben sich wohl auch *D. laevigata (Sm.)*, welche auf den britischen Inseln, den Färöer, Island, in Grönland, in den Gebirgen der skandinavischen Halbinsel, in Nordfinnland, auf Spitzbergen und Nowaja-Semlja vorkommt, sowie *D. litoralis Reut.*, welche in der Schweiz und im deutschen Bodenseegebiete wächst, gebildet; vgl. dazu Ascherson u. Gräbner, a. a. O. 2. Bd. S. 292—295.

24) Vgl. auch Ascherson u. Gräbner, a. a. O. 2. Bd. S. 381—382.

25) Mit Einschluss von *Poa stricta Lindeberg.*

26) Mit Einschluss von *P. laxiuscula Lge.*

27) Ob zu *Glyceria Borreri Bab.* gehörig?

28) Bezüglich einiger neuerdings unterschiedener Arten vgl. Bot. Notiser 1898 S. 151 u. f.

29) Unter diesem Namen sind hier alle skandinavischen Arten dieser Gruppe mit Ausnahme von *rubra L.* zusammengefasst.

30) Die gegenwärtig in Skandinavien lebenden Individuen dieser Art sind wahrscheinlich Nachkommen von Einwanderern der kalten Periode.

31) Die Art ist vielleicht doch spontan, und zwar in der ersten heissen Periode, nach Skandinavien gewandert.

32) *Triticum acutum DC.* ist ein Bastard von *Tr. junceum L.* und *Tr. repens L.*

33) Betreffs *Scirpus carinatus Sm.*, welcher als auf Gotland vorkommend angegeben wurde, vgl. Johansson, a. a. O. S. 242.

34) Vgl. Bot. Not. 1899 S. 143 u. f.

35) Mit Einschluss von *C. sphagnicola Laest.* (= *gynocrates d. Aut.*, nicht *Wormskj.*).

36) Mit Einschluss von *C. gracilescens Th. Fries.*

37) Mit Einschluss von *C. subloliacea Laest.*

38) Mit Einschluss von *C. grypos Schk.*

39) Mit Einschluss von *C. Gaudiniana Guthn.* Diese wie *C. sphagnicola* sind nach Blytt in 1 eingewandert.

40) Umfasst mehrere nahe verwandte Arten.

41) Umfasst mehrere nahe verwandte Arten.

42) Hierzu und zu verwandten Arten gehört *C. hyperborea Drej. und d. Aut.*, welche auch Bastarde von *C. rigida Good.* und *Goodenoughii Gay* umfasst.

43) Es ist aber auch möglich, dass die Einwanderung nur während des kältesten Abschnittes stattgefunden hat, und dass sich die Art später, nach Ausgang der kalten Periode, in verschiedener Weise neu angepasst und neu ausgebreitet hat.

44) Meines Erachtens fand die Einwanderung dieser Art in die einzelnen grösseren Teile Skandinaviens vor der Ansiedlung der nordischen Birke in diesen statt; die Nachkommen dieser Einwanderer haben sich nach Ausgang der kalten Periode an höhere Wärme angepasst und darauf strichweise mehr oder weniger weit — recht weit z. B. auf Gotland — ausgebreitet.

45) Es ist sehr wahrscheinlich, dass *Carex punctata* und *C. binervis* während der heissen Periode längs der Nordküste des sich damals zwischen Grossbritannien sowie der cimbrischen und der skandinavischen Halbinsel ausdehnenden Landes von ersterem nach Skandinavien gewandert sind und dass die heute in diesem lebenden Individuen Nachkommen dieser Einwanderer sind. Doch können beide Arten auch sprungweise während der ersten kühlen Periode, *C. binervis* auch während des Zeitabschnittes der Ancylussenkung, eingewandert sein. *Carex binervis* ist damals vielleicht direkt über die Nordsee von Grossbritannien nach Skandinavien gelangt, während *C. punctata* vielleicht längs der Süd- und der Ostküste der Nordsee gewandert ist, wo sie gegenwärtig auf den ostfriesischen Inseln Borkum, Juist und Langeoog vorkommt. Dass sie in der ersten kühlen Periode nach Osten gewandert ist, dafür spricht ihr Vorkommen in Westpreussen, wohin sie meines Erachtens nur in dieser Periode gelangt sein kann.

Es ist möglich, dass die Einwanderung von *Carex capillaris* auch noch nach der Ansiedlung der nordischen Birke und der Kiefer in manchen der Gebiete, in welche sie einwanderte, stattfand.

46) Mit Einschluss von *C. hymenocarpa Drej.* = *C. ampullacea borealis Htm.*

47) = *C. pulla Good.*

48) Die Art ist wenigstens in den Westen Skandinaviens bereits während der ersten Phase der kalten Periode eingewandert; sie wächst in Westgrönland, in Ostgrönland und auf Island.

49) Die Einwanderung dieser Art in Skandinavien fällt vielleicht fast ausschliesslich in die Zeit vor der Ansiedlung der nordischen

Birke in ihren speziellen Wohngebieten; ihre heutige Verbreitung hat sie sich aber wohl erst während des Zeitabschnittes der Ancylussenkung und vorzüglich nach Ausgang der kalten Periode, nachdem sie sich neu angepasst hatte, durch Neuausbreitung erworben.

50) Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Art bereits in einem Abschnitte der ersten Phase der kalten Periode eingewandert ist, sich in späterer Zeit an höhere Wärme — und zwar an ein insulares Klima — angepasst und dann im westlichen Norwegen ausgebreitet hat.

51) Mit Einschluss von *L. melanocarpa* (*Rich.*)

52) = *arctica Blytt* und *hyperborea Htm.* nicht *R. Br.*

53) Mit Einschluss von *Luzula sudetica (Willd.).*

54) Diese Art ist in Skandinavien vielleicht doch während der kalten Periode eingewandert und hat dort wie *Oxytropis campestris* ihre ursprüngliche klimatische Anpassung vollständig eingebüsst.

55) Mit Einschluss von *Allium sibiricum L.* Die Art ist wahrscheinlich in einem frühen Abschnitte der kalten Periode in Skandinavien eingewandert, hat sich nach Ausgang der kalten Periode in verschiedener Weise an höhere Wärme angepasst und dann wieder ausgebreitet; vgl. auch S. 202. Nach Blytt ist *A. sibiricum* in 2 eingewandert.

56) *Epipactis microphylla (Ehrh.)* wächst nicht in Skandinavien, vgl. Ljungström, Bot. Not. 1881 S. 147—151.

57) Die Einwanderung dieser Art fand vielleicht nur während des kältesten Abschnittes der ersten Phase der kalten Periode statt.

58) Mit Einschluss von *Gymnadenia densiflora Wahlenbg.*

59) Mit Einschluss von *Orchis cruenta O. F. Müller.*

60) = *S. depressa Fr.* (*livida Wahlenbg.* u. *cinerascens Wahlenbg.*).

61) Mit Einschluss von *Salix rosmarinifolia L.*

62) *Betula intermedia Thom.* und *B. alpestris Fr.* sind Bastarde von *B. odorata Bechst.* und *B. nana L.*

63) Vgl. hierzu Murbeck in Bot. Not. 1899 S. 16—18.

64) Es lässt sich nicht mit Bestimmtheit sagen, wann, woher und in welcher Weise *Obione pedunculata* — sowie einige andere Halophyten — in das skandinavische Ostseegebiet eingewandert sind. Es ist möglich,

dass *Obione* während des heissesten Abschnittes der heissen

Periode durch Vermittlung von Wandervögeln in einem Sprunge aus dem südlichen und südöstlichen Russland nach den Salzwasserseeen, welche, wie oben dargelegt wurde, wohl damals im Ostseebecken bestanden, gelangt ist, dass sie sich während des offenbar nur kurzen Zeitabschnittes gegen Schluss der heissen Periode, während welches das Ostseebecken wieder von einem grossen Süsswasserseee erfüllt war, an dessen Ufern, vielleicht nur in sehr unbedeutender Verbreitung, erhalten und dann, nachdem dieser See mit dem Weltmeere in Verbindung getreten und dadurch sein Wasser salzhaltig geworden war, an ihm, d. h. an der Ostsee, ausgebreitet hat; oder

dass *Obione* nicht in einem grossen Sprunge, sondern über einige Zwischenstationen im mittel- und osteuropäischen Binnenlande, in welchem sie gegenwärtig an einigen Oertlichkeiten des Saalebezirkes wächst, nach den Salzwasserseeen im Ostseebecken gewandert ist — schrittweise oder in kleinen Sprüngen konnte sie selbst während des heissesten Abschnittes der heissen Periode nicht aus dem Südosten nach dem Ostseegebiete vordringen, während dies damals wahrscheinlich *Melilotus dentatus, Bupleurum tenuissimum, Plantago maritima* u. a. möglich war, da diese damals wahrscheinlich nicht kochsalzbedürftig waren —; oder

dass sie während der heissen Periode nur bis nach dem deutschen Binnenlande gewandert ist, wie *Carex secalina Wahlenbg.* und *C. hordeistichos Vill.* — letztere vielleicht auch aus Südwesten —, und, erst nachdem das Ostseebecken wieder von einem Meere erfüllt wurde, aus dem Binnenlande nach diesem Meere durch Vermittlung von Vögeln gelangt ist; oder

dass sie erst damals von Südosten entweder über Zwischenstationen im Binnenlande oder in einem Sprunge nach der Ostsee gelangt ist; im letzteren Falle könnte sie später durch Vermittlung von Vögeln von der Ostsee her nach ihren deutschen binnenländischen Wohnstätten gelangt sein. Meines Erachtens könnte diese Wanderung nur in der zweiten heissen Periode stattgefunden haben; in einer der beiden kühlen Perioden — und wohl auch in der Jetztzeit — würde sich diese Art des Ostens sicher nicht an den Ostseeküsten haben ansiedeln können.

Von Westen kann *Obione pedunculata* nach dem Wieder-

eindringen von Salzwasser in das Ostseebecken in dieses nicht eingewandert sein, denn sie kommt westlich von der Ostsee nur in dem während des heissesten Abschnittes der heissen Periode wohl fast vollständig trockenen Gebiete der Nordsee und des englischen Kanales vor, ihre westlichsten Wohnstätten befinden sich an der Nordküste des Kanales in der englischen Grafschaft Kent — in England geht sie an der Nordseeküste bis Lincoln nach Norden — und an der Südküste desselben im französischen Département Seine-Inférieure. Ebensowenig wie *Obione pedunculata* kann auch *Melilotus dentatus* von Westen in das Ostseebecken eingewandert sein, denn er kommt westlich von Westschonen sowie den Inseln Seeland und Samsö nur in Norder- und Süderdithmarschen an der Westküste der cimbrischen Halbinsel — und nach Nyman, Consp. fl. europ. Suppl. II. S. 89, auch in den Niederlanden — vor. Dasselbe gilt von *Kochia hirsuta.*

Dagegen sind, wie bereits oben — S. 141—142 — angegeben wurde, ohne Zweifel andere Halophyten nach Wiedereindringen von Salzwasser in das Ostseebecken von Westen in dieses eingewandert; zahlreiche von diesen sind ohne Zweifel in der ersten kühlen Periode von den Küsten sprungweise in das deutsche Binnenland eingedrungen, in welches sie zum Teil bereits während der heissen Periode sprungweise oder schrittweise von Südosten eingewandert waren. Wohl mit Bestimmtheit lässt sich eine Einwanderung in das Binnenland von den Küsten für *Limnochloë parvula, Blysmus rufus* und *Batrachium Baudotii* behaupten.

65) Vgl. Murbeck in Bot. Not. 1898 S. 259.

66) *Alsine tenuifolia (L.)* kommt in Skandinavien nicht vor, vgl. Bot. Not. 1879 S. 135.

67) Mit Einschluss von *Th. Kochii Fr.* und *Th. flexuosum Bernh.*

68) Mit Einschluss von *Th. boreale F. Nyl.*

69) Seine Einwanderung in Skandinavien fällt, wie oben dargelegt wurde, wahrscheinlich entweder in den Ausgang der ersten kühlen Periode oder in den Beginn der zweiten heissen Periode, welche letztere sich ganz allmählich aus ersterer entwickelte. In den Beginn der zweiten heissen Periode — und zwar ausschliesslich — fällt vielleicht die sprungweise Einwanderung mancher Formen, welche in

den Tabellen als Einwanderer der ersten kühlen Periode oder sogar als solche der ersten heissen Periode bezeichnet wurden.

70) Hinsichtlich der Artumgrenzung in der Gattung *Batrachium* folge ich A. PIHL, Öfversigt af de svenska arterna af slägtet Batrachium (DC) S. F. Gray, Bot. Not. 1893 S. 58—75.

71) Ob wirklich in Skandinavien vorhanden? (vgl. PIHL, a. a. O. S. 61).

72) Mit Einschluss von *B. confervoides Fr.*

73) *Glaucium luteum* ist vielleicht doch spontan in Skandinavien eingewandert.

74) Mit Einschluss von *Arabis sagittata (Bert.)* und *A. Retziana Beurl.*

75) Mit Einschluss von *Arabis suecica Fr.*

76) *Lunaria rediviva* ist entweder schon in der kalten Periode eingewandert und hat sich später an höhere Wärme angepasst, oder sie ist, ähnlich wie *Petasites albus* — vgl. S. 75—76 —, nachdem sie sich in Ländern südlich oder östlich von der Ostsee an höhere Wärme angepasst hatte, in der heissen Periode eingewandert.

77) Mit Einschluss von *Draba trichella Fr.* und *Dr. lutescens Htm.*

78) Mit Einschluss von *Draba brachycarpa Lindbl.*

79) Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass *Cotoneaster integerrima* bereits in der kalten Periode, und zwar in deren erstem Abschnitte, in Skandinavien eingewandert ist, dass sich aber die überlebenden Nachkommen dieser Einwanderer später sämtlich an höhere Wärme angepasst haben. In Finnisch-Lappland haben sich Nachkommen der Einwanderer dieses Zeitabschnittes in der ursprünglichen oder dieser ähnlichen Anpassung erhalten. Vielleicht ist die Art aber auch in der ersten heissen Periode in Skandinavien eingewandert. Dasselbe gilt von *Cotoneaster nigra.*

80) *Sorbus suecica [L.]* ist wahrscheinlich im Verlaufe der kalten Periode aus Süden oder Südosten in Skandinavien eingewandert, hat hier im Verlaufe der heissen Periode ihr gesamtes Gebiet bis auf eine Stelle eingebüsst, sich an dieser aber an höhere Wärme angepasst und sich dann schritt- und sprungweise, und zwar wohl hauptsächlich gegen Schluss des zweiten Abschnittes und im dritten Abschnitte der ersten heissen Periode sowie im Beginne der zweiten heissen Periode,

von dieser recht weit ausgebreitet. Bei dieser Ausbreitung ist sie auch nach Bornholm — im übrigen Dänemark ist sie vielleicht nicht ursprünglich einheimisch —, den deutschen Küstengegenden (nach Westen vielleicht bis Hiddensee), nach Oesel — und nach v. Sass auch nach der benachbarten Insel Runoe — und den Ålandsinseln, in welchen Gegenden sie vielleicht während der kalten Periode gelebt hatte, aus denen sie aber wie aus allen anderen Ländern mit Ausnahme Skandinaviens verschwunden war, gelangt. Vgl. über ihre Verbreitung Conwentz, Beobachtungen über seltene Waldbäume in Westpreussen, Abhandlungen zur Landeskunde der Provinz Westpreussen 9. Heft (1895) S. 79—131 sowie Taf. 2; Conwentz glaubt (a. a. O. S. 129—130), dass der Baum „zu Anfang der jetzigen Epoche, nachdem sich die heutige Küste der Ostsee gebildet hatte, aus dem Norden", und zwar durch Vermittlung von Zugvögeln, in die Küstengegenden im Süden der Ostsee eingewandert ist.

Sorbus hybrida L. ist wohl ein Bastard von *S. suecica* und *S. Aucuparia* — vgl. Fritsch, Öster. bot. Zeitschrift 49. Jahrg. (1899) S. 383 u. f., dazu allerdings Murbeck in Bot. Not. 1885 S. 65—66 —, welcher an verschiedenen Stellen und zu verschiedenen Zeiten, zuerst wohl bald nach Beginn der Ausbreitung der *S. suecica* im Ausgange des heissesten Abschnittes der heissen Periode, entstanden ist und sich, da er fruchtbar ist, im Laufe der Zeit in Skandinavien recht weit und darüber hinaus bis nach dem südwestlichen Finnland (Ålandsinseln und Gebiet von Åbo), nach Bornholm und Seeland ausgebreitet hat.

81) Wenn es auch sehr wahrscheinlich ist, dass *Potentilla fruticosa* während der kalten Periode in das Ostseegebiet eingewandert ist und sich dort später, in der ersten heissen Periode, an höhere Wärme angepasst hat — vgl. S. 60 u. f. —, so lässt es sich bei ihr doch ebensowenig wie bei *Artemisia rupestris* entscheiden, ob die Oertlichkeit, an welcher sie sich erhalten und an höhere Wärme angepasst hat, in Skandinavien oder in den russischen Ostseeprovinzen lag, ob sie in der heissen Periode also von Skandinavien nach den russischen Ostseeprovinzen oder in umgekehrter Richtung gewandert ist, oder ob sie sich sowohl in Skandinavien als auch in den Ostseeprovinzen erhalten und neu angepasst hat.

82) = *minor Gil.*

83) = *verna L., maculata Pourr., salisburgensis Haenke.*

84) Die Art ist vielleicht schon in der kalten Periode eingewandert, und es haben die Nachkommen dieser Einwanderer die ursprüngliche Anpassung verloren. In Finnland dagegen haben sie diese bewahrt; hier scheinen von dieser Art nur Nachkommen von Einwanderern der kalten Periode vorzukommen.

85) Vgl. Dusén, Astragalus penduliflorus Lam. neu für die Flora des nördlichen Europa, Bihang till k. Sv. Vet.-Akad. Handlingar 6. Bd. No. 14 (1881).

86) Diese Art ist wahrscheinlich erst in der heissen Periode eingewandert.

87) Diese Art ist wohl gleichzeitig mit *Coronilla Emerus* und *Vicia Orobus* von den britischen Inseln nach Skandinavien gewandert. Vielleicht sind ihre Samen jedoch auch von einem der Wohnplätze des britischen Nordens oder Westens in der ersten kühlen Periode oder in der Periode der Ancylussenkung durch Vögel nach Skandinavien verschleppt worden. Wenig wahrscheinlich ist es jedoch, dass die Art bereits in der kalten Periode, in welcher sie sich im südlicheren Mitteleuropa ausgebreitet hat, nach Skandinavien gelangt ist.

88) Beide Lindenarten sind wahrscheinlich nicht nur im ersten Abschnitte der heissen Periode, und zwar *Tilia parvifolia* vor *T. grandifolia* — vgl. S. 106 —, von Süden her nach Skandinavien gewandert, sondern dorthin auch mit den Eichen zusammen — vgl. S. 104 — im heissesten Abschnitte dieser Periode von Westen, von Grossbritannien, her gelangt. Vielleicht sind die gegenwärtig in Skandinavien lebenden Individuen von *Tilia grandifolia,* welche dort ausschliesslich in Bohuslän vorkommt, Nachkommen dieser britischen Einwanderer. Zusammen mit den Linden und Eichen sind von Westen wohl auch noch andere von den Baumarten nach Skandinavien vorgedrungen, welche dorthin bereits im ersten Abschnitte der heissen Periode von Süden eingewandert waren, z. B. *Taxus baccata* und *Ulmus montana.* Dagegen sind manche andere Bäume, z. B. *Carpinus Betulus, Ulmus campestris* und *U. effusa,* wohl nur von Süden nach Skandinavien gewandert; würden sie auch von Westen dorthin gelangt sein, so würden sie sich wohl auch im westlichen Skandinavien erhalten haben. Einige von diesen Bäumen sind von Süden aber wohl nicht nur im ersten Ab-

schnitte der Periode, sondern auch, und zwar an den die Ostseelandbrücken durchschneidenden Strömen, im heissesten Abschnitte und zum Teil wohl auch, wie die Buche, und zwar über die dänische Landbrücke, im letzten Abschnitte der Periode nach Skandinavien vorgedrungen. Ich habe sie deshalb sämtlich in der Kol. II der Tabellen mit + bezeichnet.

Mehrere Baumarten, welche vorzüglich in der ersten heissen Periode in Skandinavien eingewandert sind, so die Eichen und die Buche, sowie der Haselstrauch, sind vielleicht auch während der wärmeren Abschnitte der ersten kühlen Periode oder noch später, in der zweiten heissen Periode, dorthin eingewandert, doch sind die Nachkommen dieser Einwanderer wahrscheinlich auf den äussersten Süden beschränkt geblieben. Das letztere gilt wahrscheinlich auch von vielen der Kräuter, welche in der ersten kühlen Periode — und ausserdem in früheren Perioden — eingewandert sind.

89) Mit Einschluss von *Elatine orthosperma v. Düb.*

90) Mit Einschluss von *Viola montana L.* und *V. stricta Horn.*

91) Betreffs der Gattung *Epilobium* vgl. Bot. Not. 1884 S. 190 bis 199.

92) *Trapa natans* ist meines Erachtens bereits im Verlaufe der ersten heissen Periode in Skandinavien eingewandert, hat sich dort aber wohl erst während des letzten Abschnittes der ersten kühlen Periode und in der zweiten heissen Periode, und zwar recht weit, ausgebreitet; vgl. auch Andersson, Sv. växtv. histor. vorz. S. 44—46 [469—470].

93) Mit Einschluss von *Myriophyllum squamosum Laest.*; vgl. Andersson, Växtpaleontologiska undersökningar af svenska torfmossar 1., a. a. O. S. 22 und Sernander, Studier öfv. d. gotl. veget. utveckl. S. 44.

94) Die Art ist vielleicht auch in den späteren Abschnitten der ersten Phase der kalten Periode — von den britischen oder den nordischen Inseln — nach Skandinavien gewandert; höchst wahrscheinlich fand aber wenigstens während des Zeitabschnittes der Ancylussenkung von diesen Inseln her eine Einwanderung der Art statt. Ohne Zweifel haben sich die Nachkommen der Einwanderer der kalten Periode später in Skandinavien an höhere Wärme angepasst und vorzüglich während der ersten kühlen Periode ausgebreitet.

95) Hierzu gehört *Heracleum suecicum Fr.* = *australe Htm.*; nur diese Form scheint in Skandinavien vorzukommen.

96) Von dieser Art wie von *Pirola minor* ist vielleicht die wohl an der Küste der südlichen Nordsee oder des Kanales entstandene Dünenform, welche bei *P. rotundifolia* stellenweise schon von der Hauptform abweichende morphologische Eigenschaften angenommen hat, während der ersten kühlen Periode eingewandert.

97) *Gentiana baltica Murb.* hat sich wahrscheinlich an einer grösseren Anzahl Stellen des Gebietes von *G. campestris Murb.* aus dieser gebildet, so wahrscheinlich auch im südlichen Schweden, in welches sie aber wohl auch aus Deutschland und von den britischen Inseln während der ersten heissen Periode — vielleicht nur schrittweise — eingewandert ist. Vielleicht fand auch später, in der ersten kühlen Periode, eine sprungweise Einwanderung der Art in Skandinavien durch Vermittlung der Vögel statt; auf den friesischen, vorzüglich den westfriesischen Inseln wächst *Gentiana baltica* an Oertlichkeiten, an denen sich Vögel, welche grössere Wanderungen unternehmen, aufhalten. Vielleicht ist in dieser Periode oder doch in dem Zeitabschnitte der Ancylussenkung auch *G. campestris* — und zwar sprungweise von den nordischen Inseln oder aus dem Norden und Nordwesten der britischen Inseln — nach Skandinavien gewandert.

98) Die übrigen skandinavischen Arten übergehe ich absichtlich.

99) Mit Einschluss von *Polemonium campanulatum Th. Fr.*

100) Diese Art ist vielleicht schon in der kalten Periode, und zwar sogar in einem frühen Abschnitte derselben, eingewandert und hat sich später an höhere Wärme angepasst; vielleicht fällt jedoch ihre Einwanderung ausschliesslich in die heisse Periode und sogar ausschliesslich in deren heissesten Abschnitt.

101) Nach ANDERSSON (Sv. växtv. hist. S. 111 [530]) wurden Reste dieser Art bereits in der Dryaszone Götalands gefunden. Ihre Einwanderung hat also vielleicht bereits in dem ersten Abschnitte der ersten Phase der kalten Periode begonnen.

102) Diese Art ist wahrscheinlich mit anderen ähnlich angepassten Arten — auch *Coronilla Emerus* und *Vicia Orobus* sowie wahrscheinlich *Corydallis claviculata, Chrysosplenium oppositifolium, Ilex Aquifolium* und *Hypericum pulchrum* — zusammen im Beginne

des heissesten Abschnittes der ersten heissen Periode im Eichenwalde von Grossbritannien nach Norwegen gewandert und hat hier während des Höhepunktes dieser Periode gelebt. Vielleicht ist sie auch in der ersten kühlen Periode (und in dem feuchten Abschnitte, in welchem die Ancylussenkung stattfand) nach Skandinavien, und zwar aus dem nordwestlichen Deutschland über die cimbrische Halbinsel und die dänischen Inseln nach dem südlichen Schweden — in welchem sie gegenwärtig spontan nicht vorzukommen scheint —, gewandert; vielleicht können sich ihre Früchtchen, welche keine Einrichtungen besitzen, die einen Transport durch den Wind erleichtern, im feuchten Zustande so fest an Vögel, etwa an Drosseln, welche sich an ihren Wohnstätten in lichten Wäldern häufig in grosser Zahl aufhalten, anheften, dass sie von diesen über die die Ostsee mit der Nordsee verbindenden Meeresstrassen hinweggetragen werden können. Ich glaube jedoch, dass sich die Art, wenn sie in der ersten kühlen Periode in den Süden Schwedens eingewandert wäre, wohl ebenso wie *Genista anglica,* deren Samen durch Vögel über die genannten Meeresengen transportiert worden sind, in diesem erhalten haben würde. An eine sprungweise Wanderung von den britischen Inseln oder aus dem nordwestlichen Deutschland (nach Osten bis zur Elbe) nach Skandinavien lässt sich meines Erachtens gar nicht denken. Ebenso wie diese Art sind vielleicht noch manche andere an ein insulares Klima angepasste Arten, welche in den Tabellen als Einwanderer der ersten kühlen Periode und zum Teil auch als solche der Periode der Ancylussenkung bezeichnet worden sind, nur in der heissen Periode, und zwar in den Küstenstrichen zwischen Nordschottland und Norwegen, nach Skandinavien gewandert.

103) Vgl. NEUMAN, Bot. Not. 1883 S. 45 u. f., sowie Forh. i Christiania Vidensk.-Selsk. 1897 No. 2 (1898) S. 24.

104) Ueber *Euphrasia salisburgensis Funk,* welche im ersten Abschnitte der ersten Phase der kalten Periode eingewandert ist und sich stellenweise, vorzüglich auf Gotland, an höhere Wärme angepasst hat, vgl. S. 202; gleichzeitig sind auch noch andere *Euphrasia*-Arten, z. B. *E. minima Jacq.* — vgl. Bot. Not. 1898 S. 180 — eingewandert.

105) Diese Art ist wahrscheinlich auch während der ersten heissen Periode, und zwar aus dem Osten und Südosten, nach dem sie sich

hier an höhere Wärme angepasst hatte, in Skandinavien eingewandert, wie sich dies bestimmt von zahlreichen anderen Wanderern der kalten Periode behaupten lässt. Diese Einwanderung fand wohl meist im Ausgange des heissesten Abschnittes sowie im letzten Abschnitte der Periode statt; in letzterem konnte eine schrittweise Einwanderung nur noch über die dänische und die finnische Landbrücke stattfinden — über die dänische Landbrücke ist damals z. B. *Petasites albus* gewandert —. Von zahlreichen Einwanderern der kalten Periode lebten im wärmeren Europa bereits während der fünften kalten Periode an höhere Wärme angepasste Formen oder Individuengruppen, welche zum Teil ebenfalls in der heissen Periode, und zwar wohl meist vor den neu angepassten Individuengruppen, falls solche einwanderten, nach Skandinavien gewandert sind. Wie dargelegt wurde, haben sich auch in Skandinavien zahlreiche Wanderer der kalten Periode an höhere Wärme angepasst, und von diesen sind wohl auch manche aus Skandinavien über die Ostsee und die Nordsee hinaus, und zwar nicht nur bis in die Küstengegenden, sondern auch mehr oder weniger tief in das vorliegende Inland hinein, vorgedrungen. Zu denjenigen, welche nur bis in die Küstengegenden gelangt sind, gehört ausser *Sorbus suecica* — siehe S. 308 — auch *Cornus suecica L.,* welche in den Küstenländern der Ostsee zwischen der cimbrischen Halbinsel und Nordestland nur bei Kolberg vorkommt.

106) Diese Art hat sich, ähnlich wie *Oxytropis campestris,* auf Gotland an höhere Sommerwärme angepasst und dann auf dieser Insel recht weit ausgebreitet, vgl. JOHANSSON, a. a. O. S. 158. Die gleichzeitig eingewanderten *Bartschia alpina* und *Euphrasia salisburgensis,* welche sich eine ähnliche Anpassung erworben haben, besitzen auf Gotland eine weniger bedeutende Verbreitung; vgl. JOHANSSON, a. a. O. S. 155—156.

107) *Galium triflorum* und vorzüglich *G. trifidum* sind wahrscheinlich auch ungefähr gleichzeitig mit der Fichte aus dem Osten, wo sie sich während der ersten heissen Periode an höhere Wärme angepasst hatten, nach Skandinavien gewandert.

108) *Linnaea borealis* ist wahrscheinlich auch während der heissen Periode zusammen mit den soeben genannten Arten von Osten her eingewandert.

109) Vergleiche bezüglich der Einwanderung in Skandinavien das bei *Potentilla fruticosa* gesagte.

110) Betreffs *Artemisia Stelleriana* vgl. Areschoug, Bot. Not. 1880 S. 137—150 u. 1893 S. 111—120 sowie Andersson, ebendas. 1892 S. 197—200.

111) Diese Art ist wahrscheinlich ungefähr gleichzeitig mit *Vicia Orobus* und *Coronilla Emerus* im zweiten Abschnitte der heissen Periode und auf demselben Wege wie diese von den britischen Inseln nach Skandinavien gewandert. Wahrscheinlich befand sich in ihrer Gesellschaft auch *Centaurea decipiens.*

112) Mit Einschluss von *Taraxacum corniculatum (Kit.)* und *T. palustre (Ehrh.).*

Zusätze und Berichtigungen.

Seite 33 [89] Zeile 12 v. u. tilge Komma hinter benetztem.

„ 39 [95] Z. 13 v. u. schalte ein hinter beseitigen: den Anmerkungsverweis 4.

„ 44 [100] Z. 11 v. u. statt nur eine unbedeutende: keine sehr bedeutende.

„ 55 [111] Z. 18 u. 19 v. u. setze [46]) statt hinter Blekinge hinter Bohuslän.

„ 55 [111] Z. 11 v. u. statt Södermanland: Oestergötland.

„ 55 [111] Z. 5 v. u. tilge: (früher).

„ 63 [119] Z. 7 v. u. schalte ein hinter *[L.]*: *?*.

„ 64 [120] Z. 6 v. o. schalte ein hinter in: Torneå Lappland.

„ 64 [120] Z. 7 v. o. schalte ein hinter Södermanland: Blekinge.

„ 88 [144] Z. 9 v. u. schalte ein hinter *viscosa*: den Anmerkungsverweis 183.

„ 114 [170] Z. 2 v. o. schalte ein hinter aus letzterem: während der kalten Periode.

„ 123 [179] Z. 16 v. u. schalte ein hinter führende: , und dass sie nicht über Gotland hinausgelangt ist.

„ 124 [180] Z. 19 v. u. schalte ein hinter haben: , und würden dadurch die beiden Formen in Skandinavien fast vollständig vernichtet worden sein.

„ 141 [197] Z. 9 v. u. schalte ein hinter Periode: zum Teil.

„ 217 [273] Z. 4 v. u. schalte ein hinter Litorinasenkung: ; vgl. hierzu wie bezüglich der finnischen Fichtenreste überhaupt: SERNANDER, Om en förmodad postglacial sänkning af sydvästra Finland, Geol. För. Förh. 21. Bd. (1899) S. 571—594.

Seite 227 [283] Z. 17 v. u. schalte ein hinter sein: (beide Angaben beziehen sich vielleicht auf dieselbe Oertlichkeit).

„ 233 [289] tilge die Zeilen 5—7 v. u.

„ 234 [290] Z. 11 v. u. schalte ein hinter vgl.: SIEGER, Seenschwankungen und Strandverschiebungen in Skandinavien, Zeitschr. d. Gesellsch. f. Erdkunde zu Berlin 28. Bd. (1893) S. 1 u. f., 393 u. f. (478—481).

„ 237 [293] Z. 10 v. u. schalte ein hinter 2: ; früher scheint sie dort allerdings vorgekommen zu sein.

„ 238 [294] Z. 3 v. o. schalte ein hinter 330: ; nach MÜLLER, Flora v. Pommern (1898) S. 147, auch bei Greifswald.

„ 268 [324] schalte ein hinter Silene viscosa: ? Silene Armeria L.

DIE BEGATTUNG DER HIRUDINEEN

VON

DR. G. BRANDES
PRIVATDOCENT DER ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT HALLE A. S.

MIT 1 TAFEL UND 9 FIGUREN IM TEXT

Seit langer Zeit wissen wir, dass unser medizinischer Blutegel und sein Verwandter der sogenannte Pferdeegel, *Aulastomum gulo* — oder vielleicht richtiger *Haemopis sanguisuga* — einen wohlausgebildeten Penis besitzen, der eine innere Begattung gewährleistet. Häufig ist dieses Begattungsorgan schon mit blossem Auge bei langsam abgestorbenen oder plötzlich konservierten Exemplaren zu sehen: bei Hirudo hängt es dann als ein etwa 2 cm langer, gleichmässig dünner, weisslicher Faden aus dem männlichen Geschlechtsporus hervor, während es bei Aulastomum stets eine etwas gedrungenere Gestalt hat und in seinem distalen verdickten Teile korkzieherartig gewunden ist (vgl. Fig. 2). Sowohl an dem vorgestülpten Penis von Hirudo als auch an dem von Aulastomum sind ausserdem noch zahlreiche kleine Höckerchen mit der Lupe deutlich wahrnehmbar. Dieser Penis, der in die sackartig erweiterte Vagina (vgl. Fig. 3 und 4) des Partners eingeführt wird, ist nichts anderes als der nach aussen umgekrempelte Endabschnitt des unpaaren Ausführungsganges (vgl. Fig. 1) des männlichen Endapparates, der bei allen Hirudineen eine Y-förmige Gestalt hat. Eine solche Ausstülpung ist natürlich nur dadurch ermöglicht, dass besondere Einrichtungen im Umkreise des Endrohres vorhanden sind, die einen starken Blutdruck auf die Peniswandung gegen die Genitalöffnung hin vermitteln. Diese Einrichtungen bestehen vornehmlich in einer mächtigen Muskelumhüllung, die im Umkreise der Einmündungsstelle der paarigen Ausführungsgänge zu einer bulbösen Masse anschwillt (Fig. 1 und 2), ferner kommt hinzu, dass dieser blind geschlossene Muskelschlauch, den wir in Analogie der Verhältnisse bei Trematoden und Cestoden als Cirrus bezeichnen wollen, der ebenfalls muskulösen Wandung des Penisrohres nicht unmittelbar anliegt, sondern von ihr

durch ein sehr entwickeltes Polster ganz locker angeordneter elastischer Fasern getrennt ist. Zwischen diesem elastischen Faserwerk kursiert das Blut (Fig. 1, *Bl. S.*) und wird bei geschlechtlicher Erregung durch die Muskelkontraktionen des Cirrusbeutels distalwärts gepresst, sodass dadurch der distale Abschnitt des Penisrohres nach aussen hervorgestülpt wird. Dies könnte natürlich nicht geschehen — vor allem nicht in dem hohen Masse, wie es geschieht —, wenn der unpaare

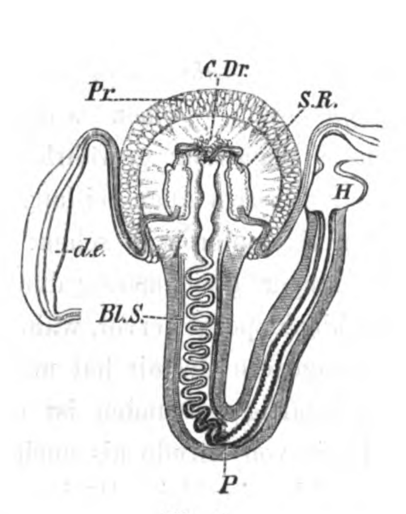


Fig. 1.

Ausmündung d. männlichen Geschlechtsapparates von Hirudo im Zustande der Ruhe. Optischer Längsschnitt, halb schematisch. 8 ⨯

Bl. S. Blutsinus zwischen elastischem Fasergewebe, *C. Dr.* Cowpersche Drüse, *d. e.* Ductus ejaculatorius, *H* Präputialhöhle, *P* Spitze des Penis, wenn völlig ausgestreckt, *Pr.* Prostata, *S. R.* Samenreservoir.

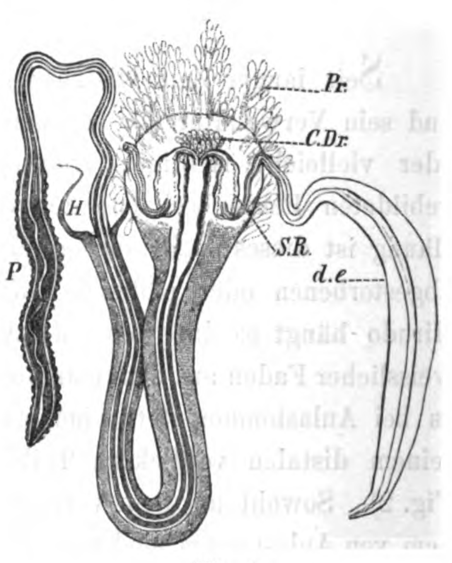


Fig. 2.

Ausmündung d. männlichen Geschlechtsapparates von Aulastomum mit völlig ausgestülptem Penis. Optischer Längsschnitt, halb schematisch. 4 ⨯

P. ausgestülpter Penis; die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Ausführungsgang ein g e r a d e s R o h r darstellte, er verläuft aber innerhalb des Cirrusbeutels in starken Windungen, sodass man gelegentlich auf ein und demselben Querschnitt das Penisrohr viermal getroffen haben kann (vgl. Fig. 1).

Die beistehenden Figuren belehren uns auch darüber, dass das Penisrohr nicht ohne weiteres in die *vasa deferentia* oder in die als *ductus ejaculatorii* bezeichneten muskulösen Endabschnitte derselben übergeht. Im Innern des Peniskopfes endet das Endrohr mit einer

mässigen Erweiterung, in diese münden von allen Seiten die langen Ausführungskanäle der sogenannten Prostatadrüsen, die den Bulbus des Cirrusbeutels in einer gleichmässigen Schichte (Hirudo) oder als gelappte Massen aufsitzen (*Pr.*), apikal münden ausserdem zwei kleine Kanäle und eine besondere Drüsengruppe in das Penisrohr hinein, die innerhalb des muskulösen Bulbus liegt und die ich als COWPER'sche Drüse bezeichnen möchte. Die soeben erwähnten kleinen Kanäle sind

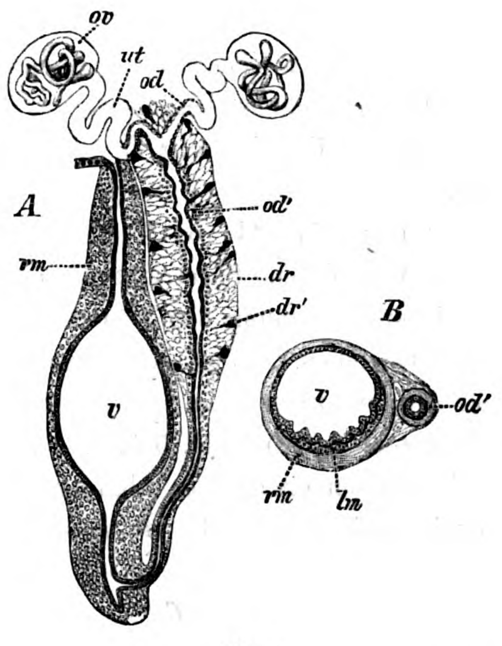


Fig. 3.

A. Weiblicher Geschlechtsapparat von Aulastomum. Optischer Längsschnitt, halb schematisch. ⨯ 6

B. Querschnitt durch den erweiterten Teil der Vagina und den unpaaren Oviduct. ⨯ 6

dr Oviductdrüsen, *dr'* Schleimdrüsen, *lm* Längsmuskeln, *od* paariger Oviduct, *od'* unpaarer Oviduct, *ov* Ovarialsäcke, *rm* Ringmuskeln, *ut* Uterus.

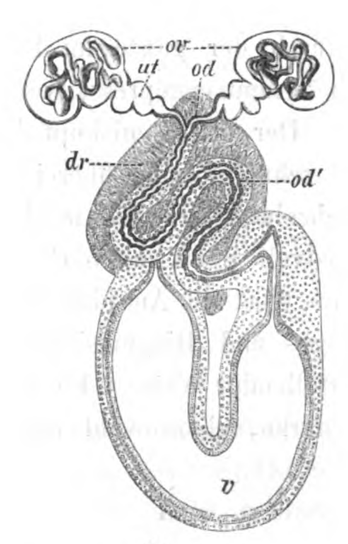


Fig. 4.

Weiblicher Geschlechtsapparat von Hirudo. Optischer Längsschnitt, halb schematisch. ⨯ 12

Bezeichnungen wie in Fig. 3.

die Ausflussrohre zweier Reservoire, die ihrer Lage und ihrem Bau nach aufs beste geeignet zu sein scheinen, die für eine Ejaculation erforderlichen Samenmassen während der Vorbereitungen zur Kopulation in sich aufzunehmen. Die beiden Räume liegen inmitten des Peniskopfes rechts und links von dem zentral verlaufenden Endrohre, es sind gestreckte über $^1/_2$ mm lange Säcke, deren Wandung in leerem

Zustande in Falten liegt, sodass das auskleidende drüsige Zylinder-Epithel wie Zotten ins Innere vorspringt. In diese Reservoire münden die *ductus ejaculatorii* ein und zwar derart, dass das Ende des Rohres nicht einfach in der Wand endet, sondern eine Strecke weit in das Lumen vorspringt. Durch diese Einrichtung wird ein Zurücktreten der Samenmasse in den Ductus verhütet, denn der vom Inhalt des Reservoirs auf die Wandung ausgeübte Druck wirkt wie ein Quetschhahn auf den die Wandung durchsetzenden Schlauch, jede Kontraktion der überaus muskulösen Wandung des *Ductus ejaculatorius* überwindet natürlich diesen Verschluss, dagegen wird der Verschluss besonders dicht, sobald die Kontraktionen des Cirrusbeutels beginnen, da ja dadurch der ganze im Bulbus verlaufende Endabschnitt des Ductus fest zusammengepresst werden muss.

Der sog. Peniskopf besteht aus einer Anzahl von Muskellagen, die schalenförmig übereinanderliegen und deren Faserrichtung eine wechselnde ist. Ich möchte sie in ihrer Anordnung den Fäden eines kunstvoll gewickelten Garnknäuels vergleichen. Im schlauchförmigen Teile wird die Anordnung einfacher und man kann innig durchflochtene Längs- und Ringmuskeln deutlich unterscheiden (Fig. 5 A, *rm, lm'*). Auffallender Weise fehlt diesen Muskelmassen eine scharf abgrenzende Membran, ebensowohl nach innen wie nach aussen. Es ist besonders

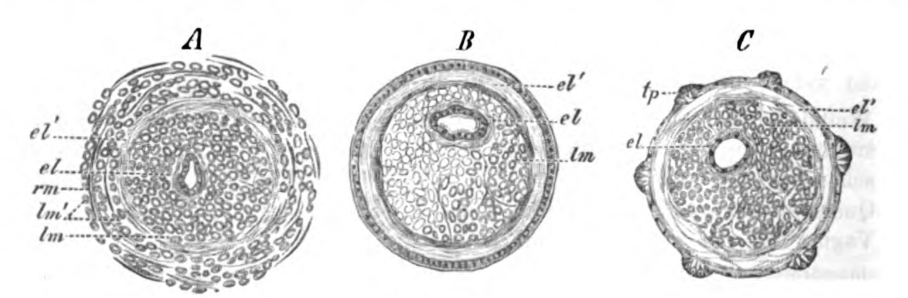


Fig. 5.

Querschnitte durch den Ausführungsgang des männlichen Geschlechtsapparates von Hirudo im ausgestreckten Zustande. 50 ×

A. Im Innern des Körpers gelegener Teil mit der umgebenden Muskelhülle (Cirrusbeutel).

el und *el'* innere und äussere Schicht von elastischen Fasern.

B. Proximaler Teil des ausgestülpten Penis mit innerer und äusserer Epithellage.

C. Distaler Teil des ausgestülpten Penis mit den Tastpapillen.

el innere Schicht von elastischen Fasern, *el'* dieselbe Schicht nach aussen umgekrempelt, *lm* Längsmuskeln des Penis, *lm'* Längsmuskeln des Cirrusbeutels, *rm* Ringmuskeln des Cirrusbeutels, *tp* Tastpapillen.

letzteres um so überraschender, als der Cirrus bei der makroskopischen Präparation eine scharf umgrenzte Aussenfläche zu besitzen scheint.

Während der Cirrusbeutel nach aussen mit dem Bindegewebe des Körpers in Zusammenhang steht, setzt er sich nach innen in eine starke Schicht elastischen Gewebes fort. Dieses elastische Gewebe, dessen Bau und Einzelelemente am besten an frischen Präparaten, in denen man den Cirrus der Länge nach geöffnet hat, studiert werden kann, besteht hauptsächlich aus längs verlaufenden Fasern und ist natürlich von grösster Bedeutung bei der Ausstülpung des Penis, da eine so gewaltige Verschiebung von Organteilen unmöglich sein würde, wenn diese durch ein nicht elastisches Bindegewebe miteinander verbunden wären.

Eine andere Schicht von elastischen Fasern und zwar hauptsächlich Ringfasern findet man direkt unter dem Epithel des Endrohres (Fig. 5 A, *el*). Im ausgestülpten Zustande (Fig. 5 B und C) sind nur die Ringfasern vorhanden, die Längsfasern bleiben im Innern des Cirrusbeutels zurück, aber trotzdem treffen wir auch beim ausgestreckten Penis zwei solcher elastischer Faserschichten an (*el* und *el'*), da sich ja das Penisrohr mitsamt seinem Muskelbelag und seinem elastischen Fasergewebe nach aussen umstülpt. Durch diese Umstülpung muss natürlich das Penisrohr noch eine zweite, periphere Schicht von elastischen Fasern und eine zweite, periphere Lage von Epithelzellen erhalten; die in Fig. 1 rechts von *P* angedeuteten dicht gedrängten Papillen gelangen dabei an die Peripherie des vordersten Abschnittes (Fig. 2 *P* und Fig. 5 *tp*) und sind wohl als Sinnespapillen zu deuten.

Fragen wir uns nun, wie die Begattung zweier Individuen von *Hirudo medicinalis* vor sich geht! Nach ÉBRARD,[1]) der in sieben Fällen ein Pärchen bei der Begattung beobachtete, sassen die Tiere an der Glaswand des Behälters ausserhalb des Wassers, in der gleichen Richtung, die Bauchseite einander zugekehrt; die Pferdeegel verhielten sich ganz ähnlich und es liess sich hierbei feststellen, dass nur der Penis des einen Tieres in die Vagina des Partners eingeführt wurde.

Bei einer algerischen Hirudinee, *Hirudo troctina* JOHNSON hat

[1]) ÉBRARD, Nouv. monographie des Sangsues médicinales. Paris 1857. p. 102.

Brumpt[1]) neuerdings die Begattung zweimal beobachtet, die sich genau in der gleichen Weise vollzieht wie bei unserem medizinischen Blutegel, nur ist zu bemerken, dass das als Männchen agierende Tier beide Male das grössere war und dass sich der Vorgang unterhalb des Wasserspiegels abspielte und $4^1/_2$ Stunden lang dauerte.

Während der *immissio penis* findet allmählich die Ejaculation des Samens statt, wobei wahrscheinlich zwei scharf voneinander zu trennende Akte in Frage kommen. Bei reifen und zur Begattung schreitenden Tieren ist der distale stark aufgeknäulte Teil des *vas deferens,* die *vesicula seminalis*, prall mit Sperma gefüllt. Die Samenfäden sind zu völlig bewegungslosen Bündeln verklebt und diese wieder von eigentümlich differenzierten Elementen, zweifellos degenerierenden Epithelzellen der Wandung des *Vas deferens* umgeben. Wenn der Begattungsakt beginnt, wirkt wahrscheinlich der mit enormer Ringmuskulatur versehene *Ductus ejaculatorius,* der nichts anderes ist als die Fortsetzung des *vas deferens,* als Saugpumpe, die den Inhalt der Vesicula in die Samenreservoire im Peniskopf hinübertreibt. Wenn diese letzteren zur Genüge gefüllt sind, beginnen die Kontraktionen des sog. Peniskopfes, durch die der Samen in den *Sinus genitalis* getrieben und mit dem Sekret der Prostata und der Cowper'schen Drüse gemischt wird, die daran schliessenden Kontraktionen des Cirrusbeutels führen endlich das Sperma in den sackförmig erweiterten Teil der Vagina des Partners.

Nach der Begattung ist dieser Raum erfüllt von einem spindelförmigen Gallertpfropf von 3 mm Länge und 1 mm Dicke, den man gelegentlich von einer völlig zusammenhängenden Cuticularmembran umhüllt findet. In dem den Pfropfen bildenden feinkörnigen Detritus konnte ich in einigen Fällen beträchtliche Massen von Spermabündeln und die erwähnten Sekretzellen beobachten. Robin[2]) hat diesen Körper als Spermatophore bezeichnet, und ich komme immer mehr zu der Ueberzeugung, dass in ihm wirklich ein Homologon zu der Pseudo-Spermatophore von *Nephelis, Clepsine* und anderen vorliegt, die

[1]) E. Brumpt, De l'accouplement chez les Hirudinées. Bull. Soc. Zool. France. 1899. XXIV, p. 222.

[2]) Ch. Robin, Mémoire sur les spermatophores de quelques Hirudinées. Ann. sc. nat. 4. Sér. Zool. 1862. T. 17, p. 5—29.

im folgenden eingehend beschrieben werden soll. Den direkten Nachweis wird man erst erbringen können, wenn man ein soeben begattetes Tier näher zu untersuchen in der Lage ist; die mir vorliegenden Individuen waren vielleicht schon vor sehr langer Zeit begattet worden.

Eine nähere Beleuchtung dieses Gallertpfropfes werden uns unsere weiteren Ausführungen über die Pseudo-Spermatophoren, vor allem über die bei *Clepsine tessulata* aufgefundenen gestatten.

In durchaus abweichender Weise verläuft nämlich die Begattung bei Nephelis und den Rüsselegeln: hier ist kein ausstülpbarer Penis vorhanden, sondern es wird ein vergängliches Organ gebildet, das die Ueberleitung des Samens vermittelt und schon von früheren Forschern (Fritz Müller, Ijima und Whitman) beobachtet und von dem zuletzt genannten als „Spermatophore" angesehen wurde. Wie ich schon an anderer Stelle [1]) ausgeführt habe und wie auch aus dem nachfolgenden hervorgeht, ist dieses Gebilde sicherlich kein Spermabehälter, sondern nur ein Spermadurchlass und ich schlage deshalb vor, es als Pseudo-Spermatophore zu bezeichnen.

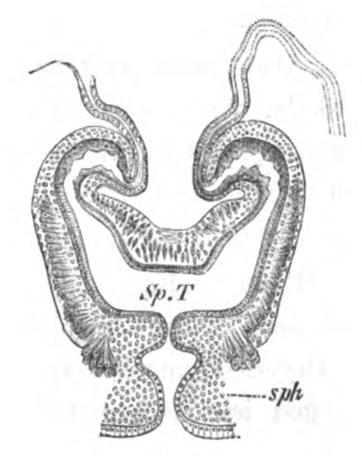


Fig. 6.
Ausmündung des männlichen Geschlechtsapparates von Nephelis. Optischer Längsschnitt, halb schematisch. ⨯ 20
sph Sphinkter, *Sp. T* sogenannte Spermatophorentasche.

Schon ein Blick auf beistehende Figur belehrt uns darüber, dass die Verhältnisse hier ganz andere sind wie bei den Kieferegeln. Das *vas deferens* bildet bei Nephelis, um mit einer bestimmten Form zu beginnen, gleichzeitig die *vesicula seminalis* und den *ductus ejaculatorius,* indem es in seinem vorderen Abschnitte nicht nur erweitert ist, sondern auch eine kräftige Muskelumhüllung besitzt. Es mündet beiderseits in ein Y-förmiges Organ, das als Homologon des Cirrusbeutels und der darin vorhandenen Kanäle zu betrachten ist. Obwohl an Grösse beträchtlich hinter dem sogenannten Penis von Hirudo zurückstehend, besitzt dieses Gebilde relativ eine ziemlich ansehnliche

[1]) G. Brandes, Die Begattung von Nephelis. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 72. S. 122.

Grösse. Bildet es doch für gewöhnlich — und zur Zeit der Fortpflanzung nehmen die Grössenverhältnisse noch zu — einen zweilappigen Körper von nicht weniger als 1,5 mm Breite und ebensolcher Höhe. Die Hörner haben bis auf ihr oberes Ende, das sich in Form einer Kugel von 0,4 mm Durchmesser absetzt und das von der Medianseite herantretende *vas deferens* aufnimmt, eine Dicke von reichlich 0,5 mm. Das untere, beiden Hörnern gemeinschaftliche Endstück ist für gewöhnlich zapfenartig verlängert und in eine Art Vorkammer eingesenkt, deren Ränder die Geschlechtsöffnung begrenzen. Die Vorkammer selbst erscheint als eine Einsenkung der äusseren Körperdecke. Wo sie in der Tiefe an die Taschenwand sich anlegt, sieht man die Muskeln derselben in divergierender Richtung in den Wurmkörper übertreten.

Auch sonst besteht die Taschenwand zum grossen Teile aus Muskeln. Trotz der sich immer komplizierter gestaltenden Anordnung kann man diese ebenso direkt aus der Muskulatur des *Vas deferens* sich hervorbilden sehen, wie die langgestreckten Zylinderzellen, die den Apparat auskleiden, aus dessen Epithel.

Hand in Hand mit der Zunahme der Muskulatur geht nun aber auch eine kräftige Ausbildung von Drüsen. In dem kugeligen Anhange des Hornes nimmt das Epithel einen ausgesprochen drüsigen Charakter an, und ich möchte diesen Abschnitt seiner Lage und seinem histologischen Verhalten nach mit den als Samenreservoire bezeichneten Räumen des Peniskopfes der Kieferegel in Parallele setzen. Die Hörner der sog. Spermatophorentasche besitzen innerhalb der Muskelwandung zusammenhängende Schichten von einzelligen Drüsen, die ein schnell erstarrendes Sekret liefern und die Röhren der Pseudo-Spermatophore, die eigentlichen Spermakanülen bilden. Dieses Verhalten habe ich auf Grund von Querschnittserien durch Tiere, die in verschiedenen Stadien der Begattung abgetötet waren, mit Sicherheit festgestellt. An der Basis der Spermatophorentasche befindet sich ein vorspringender Drüsenwulst, der den ganzen Apparat kranzförmig umgiebt. Schon Saint-Loup [1]) hat diese Drüse beschrieben und als Prostata gedeutet.

[1]) Remy Saint-Loup, Recherches sur l'organisation des Hirudinées. Ann. sc. nat. 1884. S. 94, Tab. XI, Fig. 8.

Diese Deutung ist aber bestimmt unrichtig. Meine Untersuchungen ergaben aufs deutlichste, dass dieser Drüsenkragen die Basalscheibe liefert, mittels der die Pseudo-Spermatophore an der Epidermis des Partners befestigt wird. Die schlanken Ausführungsgänge aller dieser Drüsen sieht man als dünne Röhren mit körnigem, hier und da zusammengeballtem Inhalte zwischen den langgestreckten Epithelzellen hinziehen und in den Innenraum einmünden.

Die Pseudo-Spermatophore besteht aus zwei flaschenförmigen auf beiden Seiten offenen Röhren von etwa 1 mm Länge und aus einer Endscheibe, in deren Mitte die Röhren aufsitzen (vgl. Taf. I, Fig. 2 und 3). Um einen einwandsfreien Beweis zu erbringen dafür, dass wir die Pseudo-Spermatophore nur als Injektions-Kanülen und nicht als einen Samenbehälter zu betrachten haben, gebe ich auf der Tafel einige kritische Präparate aus mehreren Schnittserien photographisch wieder.

Ehe ich mich zu der Beschreibung dieser Abbildungen wende, seien einige Angaben über das rein äusserliche der Kopulation mitgeteilt. Die Begattung zweier Individuen ist im Laufe des Frühjahrs und Sommers bei Nephelis jederzeit leicht durch vorhergehende mehrtägige Isolierung bei reichlichem Futter zu erreichen. Die Würmer umschlingen dabei einander innig und bleiben so in lebhafter Bewegung ungefähr $^3/_4$ Stunden lang. Wenn sie sich dann trennen, bemerkt man an einem Individuum oder an beiden einen weisslichen ca. 1 mm grossen Fleck, die Pseudo-Spermatophore. Gelegentlich fehlt aber jede Spur von diesem Gebilde, die Kopulation ist aus irgend welchen Gründen resultatlos geblieben. Derartige Vorkommnisse haben Ijima[1]) wohl zu der Meinung veranlasst, dass die Begattung bei Nephelis normaler Weise durch die Vagina stattfände und dass die Spermatophorenbildung ein abnormes Verhalten sei. Ich habe zweimal die Vagina von Individuen einer resultatlosen Kopula untersucht und keine Spur von Sperma darin gefunden, wie man doch erwarten müsste, wenn die Vagina zur Injektion des Samens in diesen Fällen benutzt sein würde.

---

[1]) Ijima, On the origin and growth of the eggs-strings in Nephelis. Quart. Journ. Microsc. sc. 1882. vol. 22. p. 189–211.

Und nun zu der Besprechung der Figuren! Der in Fig. 4 dargestellte Querschnitt durch die Gegend vor der sog. Spermatophorentasche und in der Höhe der Insertionsstelle der sog. Spermatophore stammt von einem Tiere, das unmittelbar nach dem Aufhören der Kopulation mit heissem Sublimat konserviert wurde. Von den Kanülen ist nur der basale Teil der einen getroffen; in der etwas stärker vergrösserten Fig. 3 habe ich unter Benutzung der angrenzenden Schnitte das ganze Gebilde im optischen Längsschnitt eingezeichnet. Die dunklen Massen, die das Bindegewebe des Körpers bis fast an den aufsteigenden Ast des *vas deferens* (*vd*) erfüllen, sind Samenbündel. Wir haben schon für Hirudo erwähnt, dass die Samenfäden zu bewegungslosen Bündeln verklebt sind. Dies gilt für fast alle Hirudineen (vgl. S. [390] 18). In einem nicht färbbaren Sekret sind zahlreiche leicht und stark färbbare Bündel suspendiert, die in der Figur als dunkle Flecke sichtbar sind. Schon bei flüchtigem Hinschauen erkennt man eine gewisse Anordnung dieser Flecke in Kurven, die nichts anderes sind, als der Ausdruck der Richtung, in der die Samenflüssigkeit in das Bindegewebe eingedrungen ist. An der Peripherie dieser Massen (vgl. vor allem Fig. 3 unten rechts) ist das Bild ein etwas anderes: man unterscheidet nicht mehr dunkelblaue Flecke in einer ungefärbten Grundsubstanz, sondern einen zusammenhängenden blauen Schleier, der aus lauter einzelnen Samenfäden besteht. Die Körperflüssigkeit wirkt günstig auf die Beweglichkeit der Samenfäden,[1]) sie lösen sich voneinander und fangen sodann an, sich selbständig im Körper zu verbreiten. Dass dieser Vorgang sich allmählich auf die ganze Spermamasse erstreckt, zeigt uns ein Blick auf die Fig. 5, die einen Querschnitt durch eine Nephelis in der Höhe der Insertionsstelle der Pseudo-Spermatophore (hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung)

[1]) Ich habe bei der Besprechung von Hirudo vergessen mitzuteilen, dass es mir gelungen ist, die aus der *vesicula seminalis* genommenen Samenbündel zu lockern und die Samenfäden beweglich zu machen. Zu diesem Zwecke braucht man nur den weiblichen Geschlechtsapparat eines frisch getöteten Tieres herauszupräparieren und den Oviduct mit dem starken Drüsenbelag (vgl. Fig. 3 und 4 auf Seite 5) auf einem Objektträger zu zerzupfen und etwas von dem Inhalt der *vesicula seminalis* hinzutreten zu lassen: die Samenbündel quellen dann schnell auf, man bemerkt ein leichtes Fliessen, das allmählich zu einem kräftigen Wogen wird, schliesslich sieht man einzelne bewegliche Fäden isoliert in der Flüssigkeit.

darstellt. Das Tier war 3 Tage nach erfolgreicher Kopulation mit heissem Sublimat konserviert. Von Spermabündeln ist nichts mehr zu konstatieren, dagegen sind die Samenfäden bis über die Mittellinie hinaus vorgedrungen.

Aus der nächsten Figur, die einen frontalen Längsschnitt durch ein 8 Tage nach der Kopulation konserviertes Tier darstellt, ersehen wir erstens, dass die Pseudo-Spermatophore mit der Zeit völlig abgeworfen wird und dass die von ihr zerstörte Epidermis sehr schnell regeneriert — nur die geringere Höhe und das Fehlen von Pigment kennzeichnen die Stelle der Insertion —; ferner können wir von dem Haufen dichtgedrängter Samenfäden unterhalb der Narbe aus zahlreiche Spuren verfolgen, die an mehreren Stellen (z. B. rechts unten) in den Ovarialsack resp. den Keimstrang führen, im oberen Teile der Figur ist sowohl im rechten als auch im linken Ovarialsack ein gewaltiger Haufen der eingedrungenen Samenfäden getroffen. Die stärkere Vergrösserung dieses Präparates zeigt aufs deutlichste, wie die Samenfäden die Wand des Ovarialsackes durchbohren, leider reicht die in Fig. 7 versuchte photographische Wiedergabe einer solchen Stelle nicht hin, um uns ein überzeugendes Bild zu liefern.

Aehnliche Vorgänge hat schon vor einer Reihe von Jahren Whitman[1]) abgebildet und geschildert und zwar für die grosse nordamerikanische *Clepsine plana,* nur hält er die Kanülen für wirkliche Spermabehälter, aus denen das Sperma allmählich herauswandert. Gegen eine solche Ansicht spricht schon der Umstand, dass die Röhren an beiden Enden offen sind,[2]) ferner aber sind sie auch viel zu klein, um die gewaltigen Massen von Sperma zu beherbergen und schliesslich lässt sich ein so schnelles Vortreiben fest zusammengeballter Spermabündel in das Bindegewebe des Körpers nur verstehen, wenn wir eine so energische Triebkraft, wie sie die Muskelbewegung der Hirudineen darstellt, zu Hilfe nehmen.

Die Pseudo-Spermatophore hätten wir also als eine Art

[1]) Whitman, Spermatophores as a means of hypodermic impregnation. Journ. of Morphol. Vol. IV.

[2]) Ich habe auch Pseudo-Spermatophoren von Clepsinen untersucht und habe mich davon überzeugt, dass auch bei ihnen die Kanülen an beiden Enden offen sind.

von Penis aufzufassen, der aber im Gegensatz zu dem der Kieferegel vergänglich ist und für jede Begattung durch Sekretion besonderer Drüsen von neuem gebildet wird. Weiter benutzt dieser sonderbare Penis nicht — wie sonst dieses Organ — die Vagina zur Injektion des Samens, sondern ist im stande, durch die Körperwandung hindurch den Samen ins Körperinnere vorzutreiben, ein Verhalten, das uns übrigens auch bei anderen Vertretern des Wurmtypus begegnet: Lang[1]) hat in die Haut gebohrte Spermatophoren (wahre?) bei mehreren marinen Turbellarien beschrieben, und Plate[2]) verdanken wir die interessante Mitteilung, dass die Männchen einiger Rädertiere die Körperwandung des Weibchens mittels ihres pfeilartigen Penis durchbohren und so den Samen in die Leibeshöhle bringen.

Ausser bei Nephelis habe ich die Kopulation resp. die Einverleibung der Pseudo-Spermatophore beobachtet bei *Piscicola geometra, Clepsine marginata* und *tessulata.*

In einem Gläschen hatte ich zwei am 16. Juni gefangene stattliche Exemplare von *Clepsine marginata.* Das eine davon trug auf der Bauchseite etwa 100 erst eben ausgeschlüpfter Junge, das andere stand dicht vor der Eiablage, wie die fast reifen, grossen gelbgrünen, Eier — etwa 80 an der Zahl —, die die beiden Ovarialsäcke dicht gedrängt erfüllten, deutlich durch die Körperwandung hindurch erkennen liessen. Da ich den Akt der Eiablage beobachten wollte, nahm ich das Gläschen am 17. Juni über Mittag aus dem Institut mit nach Hause. Als ich es hier aus der Tasche hervorholte, sah ich gerade, wie das Individuum mit den Jungen am Bauche auf das andere Tier gewissermassen loshackte: die Bewegung geschah mit der Bauchseite gegen den Rücken des Partners. Bei genauem Hinsehen bemerkte ich dort einen zarten, glänzenden, fadenförmigen Körper von etwa 1 mm Länge und war unmittelbar darauf Zeuge der gleichen Hackbewegung, die wiederum mit der Einpflanzung einer Pseudo-Spermatophore endigte. Als solche entpuppten sich nämlich die fadenförmigen

---

[1]) Lang, Die Polycladen (Fauna u. Flora des Golfs von Neapel, XI. Monographie) Leipzig 1882, 2. Hälfte, S. 636.

[2]) Plate, Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1885. Bd. XIX, S. 110.

glänzenden Körper, von denen ich den einen vorsichtig zur mikroskopischen Untersuchung entfernte. Auch in diesem Falle lagen keine Spermabehälter vor, sondern zwei zarte an den Enden offene, leere Röhren mit kleiner Basalscheibe. Die Schnelligkeit, mit der dieser Akt vor sich geht, lässt vermuten, dass nur jedesmal eine sehr geringe Menge von Sperma übergeführt wird; ich bin leider bisher nicht dazu gekommen, das Objekt auf Schnitten daraufhin zu untersuchen. Bei den meisten unserer heimischen Clepsinen sind die Pseudo-Spermatophoren ganz ähnlich gebaut, wie das auch gar nicht anders zu erwarten ist, wenn man die Ausmündung des männlichen Geschlechtsapparates dieser Formen miteinander vergleicht. Bei allen fehlt der unpaare geräumige Hohlraum und der starke Drüsenkranz, Eigentümlichkeiten, die wir bei Nephelis beschrieben und in ihrer Bedeutung gewürdigt haben.

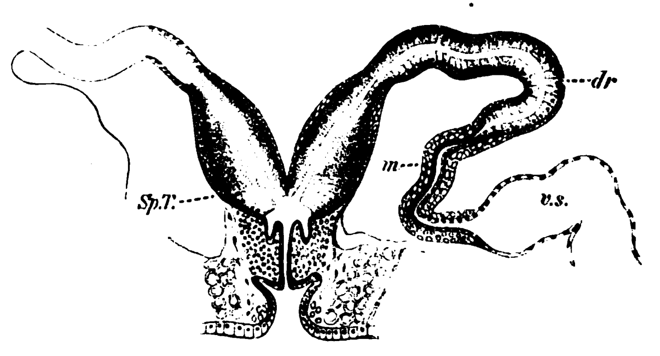


Fig. 7.
Ausmündung des männlichen Geschlechtsapparates von *Clepsine marginata* im optischen Längsschnitt, halb schematisch. $\times$ 55
dr Drüsiger Teil des Endrohres, *m* muskulöser Teil, *Sp. T.* Spermatophorentasche, *v. s.* Vesicula seminalis.

Die das Sekret für die Kanülen produzierenden Hörner sind ähnlich wie bei Nephelis gebaut, gehen aber ohne scharfe Abgrenzung in die *vesicula seminalis* über, die mit muskulöser Wandung versehen ist und gleichzeitig als *ductus ejaculatorius* zu funktionieren hat. Bei einigen Formen tritt noch eine Differenzierung dieser Abschnitte auf: so bei unserer soeben erwähnten *Clepsine marginata,* die — wie uns die in der obenstehenden Figur zu einem optischen Längsschnitt kombinierten Schnittbilder lehren — einen drüsigen (*dr*) und gesondert davon einen muskulösen (*m*) Abschnitt vor der *vesicula seminalis* (*v. s.*) besitzt.

Ganz ähnliche Verhältnisse scheinen bei *Clepsine plana* obzuwalten, einer amerikanischen Form, die WHITMAN's oben zitierter Mitteilung zu Grunde gelegen hat.

Bei *Piscicola geometra* habe ich die Kopulation sehr häufig beobachtet. Die Tiere hingen meist an der Unterseite von *Lemna*-Blättern, tasteten hin und her bis sich ihre Vorderkörper berührten und schritten dann zur Kopula, indem sie unter Bildung eines Hakens ihre Genitalfelder aufeinander pressten. Nach der Trennung erkannte man in der Gegend der weiblichen Geschlechtsöffnung ein weissliches Polster, das sich bei näherer Untersuchung als die Basalpartie der Pseudo-Spermatophore erwies, dem die kurzen offenen Kanülen mehr oder weniger dicht anlagen. Die enorme Ausbildung der Basalpartie steht in Uebereinstimmung mit dem sehr geräumigen Hohlraum des unpaaren Ausführungsganges und mit dem ganz ausserordentlich entwickelten Drüsenbelag der sog. Spermatophorentasche. Ich habe eine Zeitlang daran gedacht,[1]) einen Teil dieser Drüsen — man kann nach der Grösse der Einzelelemente und nach dem verschiedenen Verhalten den Farbstoffen gegenüber vier Arten unterscheiden — als Prostata anzusprechen, aber sicherlich mit Unrecht, denn dem Samen kann das Sekret dieser Drüsen keinesfalls beigemischt werden, da die Mündung der Spermakanülen jenseits des Bereiches der Ausmündungsporen liegen.

Der Hauptunterschied gegenüber Nephelis scheint mir darin zu liegen, dass stets eine bestimmte Stelle dicht hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung zur Anbringung der Pseudo-Spermatophore benutzt wird.

In allen diesen Fällen wird also im Gegensatz zu den Kieferegeln der weibliche Genitalporus nicht mehr zur Begattung, zur Einführung des Samens, sondern lediglich als Geburtsöffnung benutzt. Aber wir kennen auch von einem Rüsselegel eine Begattung *per vaginam.* Schon im Jahre 1844 hat FRITZ MÜLLER in seiner Dissertation[2]) mitgeteilt, dass bei *Clepsine tessulata,* unserem grössten heimischen Rüsselegel, die männliche Geschlechtsmündung des einen Tieres in die weibliche

[1]) Vgl. meine Bearbeitung der Hirudineen in LEUCKART's Parasiten des Menschen S. 756.

[2]) FR. MÜLLER, De Hirudinibus circa Berolinam hucusque observatis. Inaug. Diss. Berlin 1844. S. 33.

des anderen vorgestülpt werde. Ein Blick auf die untenstehenden Figuren lässt uns einen derartigen Begattungsmodus verstehen. Anstatt des kurzen, ev. taschenartig erweiterten unpaaren Endrohres haben wir hier ein verhältnismässig langes muskulöses Rohr, dem eine gleich lange Vagina entspricht.

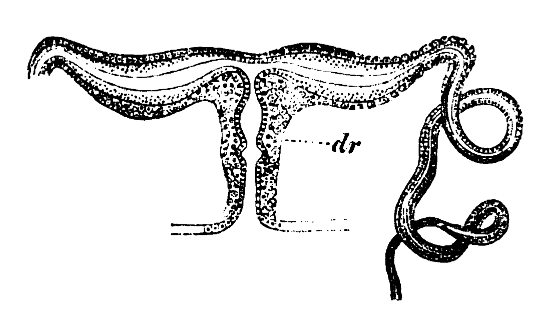


Fig. 8.
Ausmündung d. männlichen Geschlechtsapparates einer jugendlichen *Clepsine tessulata* im optischen Längsschnitt. ⨯ 55
dr Drüsenbelag des Penisrohres.

Ich habe nun Gelegenheit gehabt, die Kopulation dieser Art zu beobachten und kann die Angabe Fritz Müller's nicht nur bestätigen, sondern auch in wesentlichen Punkten vervollständigen.[1]) Ende April fand ich unter einem Steine des Passendorfer Gutsteiches (bei Halle) zwei stattliche, über 10 cm lange Exemplare der genannten Art. Ich brachte sie in ein besonderes Gefäss und konnte so das schnelle Grösserwerden der den ganzen Mittelkörper durchziehenden Ovarialsäcke deutlich verfolgen. Am 11. Mai fand ich die Tiere in Kopula. Mit den Saugnäpfen hatten sie sich an der Glaswand in einer Entfernung von etwa 5—6 cm vor Anker gelegt, der Vorderkörper wurde frei getragen und war in fortwährender Bewegung, wobei meist die Bauchseiten der Vorderkörper aufeinander gepresst wurden. Diese Kopula dauerte mit geringen Unterbrechungen bis zum 25. Mai. Eines Morgens fiel mir in dem Wasser ein kleiner (1 mm langer) weisslicher Körper auf, der sich

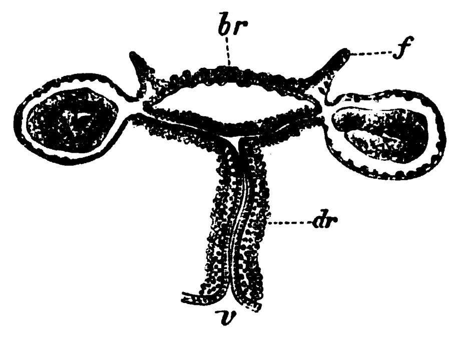


Fig. 9.
Weiblicher Geschlechtsapparat einer jugendlichen *Clepsine tessulata* im optischen Längsschnitt. ⨯ 55
br Brücke die die Ovarialsäcke miteinander verbindet, *dr* Oviductdrüsen, *f* fibröser Anhang, (Knospungszone des Keimepithels), *v* Vagina.

[1]) Vgl. dazu auch: G. Brandes, Die Begattung von *Clepsine tessulata*. Zeitschrift f. Naturw. 1900. Bd. 73, S. 126.

unter dem Mikroskop als ein von zahlreichen doppelt kontourierten Röhren durchsetzter Sekretballen entpuppte. Ich gab den Tieren frisches Wasser und fand am anderen Morgen, also im Verlaufe von 24 Stunden sechs solcher Sekretballen im Wasser vor. Am nächsten Morgen hatte ich das Glück, bei einem der Tiere einen solchen Sekretballen aus der weiblichen Geschlechtsöffnung heraushängen zu sehen. Ich entfernte ihn mit grösster Vorsicht und konnte nun unter dem Mikroskope feststellen, dass an der Seite, die in der Vagina gesteckt hatte, zahlreiche freie Spermatozoen sich bewegten, deren Herkunft aus den schon erwähnten Röhren deutlich zu verfolgen war In diesen Röhren bemerkte ich nämlich überall kleine Ringe: völlig bewegungslos an der Seite, die am entferntesten von der Vaginamündung gelegen war, in ganz schwacher Pendelbewegung in der Mitte und in lebhafter Pendelbewegung da, wo sie die Röhren verlassen hatten, bei einigen wenigen war auch der Kopfteil des Samenfadens, der am längsten in Ringform zusammengerollt blieb, schon völlig gestreckt. Ich erkläre mir diesen Gallertpfropf als eine Drüsensekretmasse, in die ein oder mehrere Paare von Kanülen (mit Samenfäden gefüllt) eingebettet sind. Diese entstehen in den Endteilen der *vasa deferentia* als cuticulare Ausscheidungen und enthalten verhältnissmässig wenige zu Ringen zusammengerollte hintereinanderliegende Samenfäden. Wir hätten danach in der Begattung von *Clepsine tessulata* einen Anklang an die Bildung der Pseudo-Spermatophoren einerseits und an die Begattung mittels Penis andererseits. Und besonders weitgehend wäre die Uebereinstimmung nach der letzteren Seite hin, wenn sich der Gallertpfropf, den wir in der Regel in dem erweiterten Teil der Vagina der Kieferegel antreffen (vgl. S. [380] 7) ebenfalls als eine normale Bildung des Penisrohres erweisen liesse. Der Unterschied, der in dem Vorhandensein des kompliziert gebauten Penis resp. Cirrus bei den Kieferegeln besteht, ist lediglich ein gradueller. Bei *Clepsine tessulata* ist die Einführung des Sekretballens infolge einer mässigen Verlängerung des männlichen und weiblichen Endrohres ermöglicht, aber allerdings noch nicht sehr gesichert. Damit steht die lange Dauer der Kopula und die sehr reichliche Produktion der Sekretballen in bester Uebereinstimmung, es gelingt eben den Tieren nur selten, den Sekretballen wirklich in die Vagina einzuführen.

Das wesentliche der im vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen habe ich schon im Herbst 1899 in einer Sitzung der Naturforschenden Gesellschaft vorgetragen. Damals war so gut wie nichts über die Pseudo-Spermatophoren der Hirudineen bekannt. Seitdem haben aber KOWALEWSKY und ganz besonders BRUMPT unter dem Einflusse RAPHAEL BLANCHARD's eine Reihe von Beobachtungen veröffentlicht, die unsere Kenntnisse in dieser Richtung beträchtlich erweitern.

KOWALEWSKY[1]) hat in drei Mitteilungen die Begattungsverhältnisse von *Haementeria costata* Müll. = *Placobdella catenigera* Moq. Tand. geschildert. Seiner Darstellung zufolge werden die „Spermatophoren" bei der genannten Art am Halse des vorgewulsteten männlichen Genitalporus angebracht und mit ihrer Spitze bis in die grosse Ventrallacune eingebohrt. Dasselbe wird schon ÉBRARD beobachtet haben, da er von einem nach der Kopula frei hervorragenden Penis spricht.

Nachdem ich in der an dritter Stelle zitierten Abhandlung die auf diesen Vorgang bezügliche Figur (Taf. II, Fig. 10) gesehen habe, kann ich den Zweifel an der Richtigkeit der KOWALEWSKY'schen Deutung nicht unterdrücken. Es will mir vielmehr scheinen, als ob ÉBRARD der Wahrheit näher gekommen wäre, wenn er die nach der Kopula sichtbare „Spermatophore" als einen hervorhängenden Penis bezeichnet. Das heisst mit anderen Worten: die Kanülen werden vielleicht bei der genannten Art dem Partner nicht angeklebt, sondern bleiben bis nach der Beendigung der Kopula in Verbindung mit ihrer Bildungsstätte und fallen hier schliesslich ab. Für diese Annahme scheint mir besonders die Form der sog. Spermatophoren zu sprechen, denn das lange, spitz zulaufende Ende, das in der männlichen Geschlechtsöffnung steckt, kann nach dem Bau des männlichen Endapparates wohl kaum in dem kurzen unpaaren Endstücke gebildet, sondern muss in den Hörnern des *ductus ejaculatorius* entstanden sein. Ich lasse mich aber durch einwandsfreie Schnittpräparate durch eine solche kritische Stelle gern vom Gegenteil überzeugen.

---

[1]) Quelques mots sur l'Haementeria costata de Müller. Compt. rend. Ac. Sc. Paris 1899. T. 128. p. 1185. — Imprégnation hypodermique chez l'Haementeria costata de Müller, ebenda T. 129. p. 261. — Étude biologique de l'Haementeria costata Müller. Mémoires de l'Acad. impér. des scienc. de St. Petersbourg. 1900. Vol. XI, p. 1—77.

BRUMPT hat in der schon zitierten und in einer ganz neuen Arbeit[1]) eine grosse Reihe von sehr interessanten Einzelbeobachtungen zusammengestellt. Die von ihm gelieferten Abbildungen von „Spermatophoren“ bestärken mich in meiner Vermutung, dass diese Gebilde bei allen heimischen Rüsselegeln keine eigentlichen Spermabehälter, sondern Injektionskanülen sind. Es ist allerdings auffallend, dass BRUMPT nicht zu dieser Annahme neigt, obwohl er meine Beobachtung eines derartigen Verhaltens für Nephelis ausdrücklich anerkennt.

Ganz besonderes Interesse verdient aber die Abhandlung BRUMPT's durch den Nachweis einer besonderen Art von Bindegewebe, das die Wandung der Ovarialsäcke mit bestimmten Stellen der Körperwandung verbindet und zwar mit denjenigen Stellen, denen die „Spermatophore“ eingepflanzt wird. Wir können dieses Gewebe, das BRUMPT als „*tissu vecteur*“ bezeichnet bei allen denjenigen Formen vermuten, bei denen für die Befestigung der Pseudo-Spermatophore ein bestimmter Platz gewählt wird, wie beispielsweise bei *Piscicola geometra.* Und so findet sich denn auch nach BRUMPT dicht hinter der weiblichen Geschlechtsöffnung von Piscicola ein besonderes Feld, dem innerlich dieses genannte lockere Bindegewebe in einem grossen Haufen anliegt, von dem ausschliesslich wiederum jederseits ein Fortsatz ausgeht, der das „Begattungsfeld“ mit dem entsprechenden Ovarialsack verbindet.

Diese Andeutung mag hier genügen! Soviel dürfte sicher sein, dass die Begattung der Rüsselegel ein ausserordentliches interessantes Kapitel ist, dem noch manches wichtige hinzuzufügen ist.

[1]) BRUMPT, Reproduction des Hirudinées. Lille 1901.

DIE BRUTPFLEGE
DER SCHWANZLOSEN BATRACHIER

VON

DR. GUSTAV BRANDES
PRIVATDOCENT

UND

DR. WALTHER SCHOENICHEN
OBERLEHRER

MIT 3 TAFELN UND 25 FIGUREN IM TEXT

Vorbemerkung.

Auf dem 9. Zoologenkongress in Hamburg (Pfingsten 1899) konnte ich Eier und Larven aus der Rückentasche zweier *Nototrema*-Arten demonstrieren, die mir Herr Geheimrat MOEBIUS aus der Sammlung des Berliner Museums in liebenswürdigster Weise zur eingehenden Untersuchung anvertraut hatte. Schon damals stellte ich eine zusammenfassende Darstellung der bisher bekannt gewordenen Fälle von Brutpflege bei schwanzlosen Batrachiern in Aussicht. Aber obwohl ich die weit verstreute Litteratur bereits recht gründlich excerpiert hatte, wollte sich doch nicht die nötige Musse zur Niederschrift des Aufsatzes ergeben. So geschah es, dass mir Herr Professor WIEDERSHEIM mit einer zusammenfassenden Abhandlung über Brutpflege im Mai 1900 zuvorkam. Ich würde mich dadurch vielleicht veranlasst gesehen haben, meine Absicht aufzugeben, und meine Publikation auf die von mir selbst untersuchten Fälle [1]) zu beschränken, wenn ich nicht schon eine beträchtliche Anzahl von Autotypien für die Abhandlung hätte herstellen lassen. Auch sind in der WIEDERSHEIM'schen Arbeit eine ganze Reihe von Fällen unberücksichtigt geblieben, und schliesslich

[1]) Ausser den beiden *Nototrema*-Arten hatte ich noch ein Männchen von *Rhinoderma darwini* mit Jungen im Kehlsack aus dem Leipziger und das von KAPPLER gesammelte *Hylodes*-Material aus dem Stuttgarter Museum untersucht. Ferner hatte ich eine unbestimmbare *Rappia* mit Eiern auf einem Blatte aus dem Berliner Museum in Händen gehabt und endlich verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Professor BOETTGER die Mitteilung einiger noch nicht veröffentlichter Fälle von Brutpflege. Allen Herren, die mich mit Material unterstützt haben, möchte ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

glaubte ich auch, die von mir beabsichtigte völlig abweichende Anordnung des Stoffes rechtfertige einen nochmaligen Versuch, alle bisher bekannt gewordenen Fälle von Brutpflege bei den schwanzlosen Batrachiern zu einem Gesamtbilde zu verarbeiten. Um nun aber mein Vorhaben nicht noch länger aufschieben zu müssen, bat ich meinen früheren Schüler, Herrn Dr. Walther Schoenichen mit mir gemeinsam die Publikation zu bewerkstelligen. Soviel über die Vorgeschichte dieser kleinen Zusammenstellung, die aber, wie schon gesagt, auch eine ganze Reihe von Original-Untersuchungen enthält.

G. Brandes.

Fälle von Pflege der Brut seitens der Mutter oder des Vaters finden sich fast in allen Gruppen des Tierreiches. Indessen lehrt bereits ein flüchtiger Ueberblick, dass bei den niedrig organisierten Tieren weit seltener eine Brutpflege beobachtet ist als bei den hoch entwickelten. Diese Erscheinung ist auch durchaus natürlich. Je komplizierter Bau und Funktionen eines Lebewesens sich gestalten, desto langwieriger ist im allgemeinen der Entwicklungsweg, auf dem das Ei allmählich zum fertigen Organismus heranreift. Solch ein langer Entwicklungsgang giebt aber der Unsumme von schädlichen Einflüssen, die im Kampfe um das Dasein jedes einzelne Lebewesen bedrohen, reichlich Gelegenheit Verderben bringend einzugreifen, sodass die Erreichung des erstrebten Zieles ernstlich in Frage gestellt werden kann.

Der nächstliegende Weg, auf dem die Natur einer besonders gefährdeten Spezies zu Hilfe zu kommen pflegt, besteht in einer gesteigerten Fruchtbarkeit.

Ein Beispiel dafür, dass gesteigerte Gefahr vielfach durch gesteigerte Fruchtbarkeit überwunden wird, darf man vielleicht in den Ausführungen WALTER's über die Amphibien Transkaspiens[1]) erblicken. Die beiden einzigen Amphibien dieses Gebietes sind *Bufo viridis* Laur. und *Rana esculenta, var. ridibunda* Pall. Sie finden sich an allen Orten, die süsses oder nur ganz wenig brackiges Wasser bieten, so in „Flussenden der Ebene", Bachquellen der Gebirge, in stillen Buchten, Altwässern u. dergl., in beträchtlicher Individuenanzahl. An allen diesen Lokalitäten haben die Lurche und ihre Laichmassen

[1]) ALFRED WALTER, Die Amphibien Transkaspiens. Zool. Jahrb. Abth. f. Syst., Geogr. u. Biolog. Bd. 3, 1888, p. 973—986. Vgl. auch BOETTGER, Die Reptilien und Batrachier Transkaspiens. Ebenda, p. 951—955.

entweder unter der Gluthitze des Sommers oder aber unter dem starken Gefälle der durch die Frühjahrsregen und durch die Schneeschmelze oft gewaltig geschwellten Gebirgsbäche stark zu leiden. Sehr merkwürdig ist nun, dass bei beiden Amphibien die Laichzeit eine ganz ungewöhnlich lange Dauer besitzt. Die genannte *Rana*-Spezies, die schon im Februar ihren Ruf ertönen lässt, wurde von Anfang April bis tief in den Juni hinein in Copula beobachtet. Noch länger ist die Brunstzeit bei der *Bufo*-Form. Ihr schnurrender Ruf wurde zum ersten Male am 2. März gehört; bereits am 22. März fand man bei Askhabad die ersten eben ausgeschlüpften Larven. Trotzdem dauerte die Laichzeit noch bis gegen Ende Juni an, so dass man im Hochsommer Larven und junge Kröten in allen Grössen und Entwicklungsstadien neben einander sehen konnte. WALTER vermutet auf Grund dieser Beobachtungen, dass in den Transkaspischen Gebieten, wo bei glühender Temperatur die Entwicklung sich sehr viel rascher abspielen kann, mehrere Generationen der genannten Lurchspezies im Laufe eines Frühjahrs und Sommers auf einander folgen. Durch eine derartig gesteigerte Fruchtbarkeit wurde gleichzeitig die Wirkung der zahlreichen Gefahren des Daseinskampfes paralysiert.

Während in diesem Falle die Steigerung der Fruchtbarkeit noch hypothetisch genannt werden muss, giebt es andererseits eine grosse Reihe von Fällen, in denen das erwähnte Prinzip auf das klarste zum Ausdruck kommt. Ganz landläufige Beispiele repräsentieren die Kaninchen, deren Produktionsfähigkeit ja geradezu sprichwörtlich geworden ist, sowie die Feldlerchen. Am augenfälligsten aber tritt uns eine potenzierte Fruchtbarkeit bei jenen parasitischen Würmern entgegen, die auf ihrem Entwicklungsgange einen oder gar mehrere Zwischenwirte zu passieren haben.

Allein zweifellos kann die Fruchtbarkeit eines tierischen Organismus keine unbegrenzte Steigerung erfahren. Was aber wird, so muss man fragen, aus einer Tierform, die, obwohl an der Grenze ihrer Fertilität stehend, dennoch nicht genug Nachkommen erzeugen kann, um das Fortbestehen der Art zu sichern? In solch einem Falle besteht der einzige Rettungsweg in der Brutpflege. Sie legt einerseits zwar den Eltern schwere Pflichten auf, andererseits aber gestattet sie die Erzeugung einer relativ geringen Anzahl von Nachkommen. Ja, es

gilt im allgemeinen das Gesetz: Je intensiver die Brutpflege, desto geringer die Zahl der Nachkommen.

Im Einklange mit diesen allgemeinen Bemerkungen, ist unter den Wirbeltieren die Brutpflege bei den Mammalien und den Vögeln geradezu die Regel. Die Brut ist hier entweder im Mutterleibe vor aller Gefahr geborgen, oder die hartschaligen Eier werden von dem wärmenden und bedeckenden Körper der Eltern in versteckt gelegenen Nestern ausgebrütet. Ja, selbst nachdem die Nachkommenschaft bereits das Licht der Welt erblickt hat, wird ihr eine mehr oder weniger intensive Pflege und Erziehung von seiten der Eltern zu Teil.

Ganz im Gegensatze hierzu finden sich bei den Reptilien Fälle von Brutpflege relativ selten. Von der Gattung *Python* ist bekannt geworden, dass sie die abgelegten Eier mit ihrem Körper umschlängelt. Diese zuerst von VALENCIENNES und DUMÉRIL gemachte Angabe hat v. TOMMASINI anzufechten versucht durch den Hinweis, dass in dem von den genannten Forschern beobachteten Falle die Eier gerade über einer Heizungsanlage abgesetzt worden waren, die ihrerseits für das Verweilen der Schlange bei dem Gelege der Grund sein konnte. Allein dieses Argument ist hinfällig, da späterhin sowohl im Londoner Tiergarten als auch in der freien Natur eine ähnliche Brutpflege bei Pythonen festgestellt werden konnte. In Nestern aus Blättern und Rohricht erbaut legen die Alligatoren ihre Eier ab. Von Schildkröten, Phrynosomen u. a. ist sodann bekannt, dass sie die Eier in selbst gegrabenen Erdhöhlen unterbringen. Der Tuatara (*Hatteria punctata*) birgt nach G. THILENIUS [1]) an trockenen Oertlichkeiten sein Gelege in Erdhöhlen, zu den ein bis 40 cm langer Gang führt; nach beendeter Eiablage wird der Eingang der Höhle, nie der des zuführenden Ganges mit Erde und Grashalmen verstopft. Ferner ist das Madagaskar-Krokodil (*Crocodilus niloticus* Laur. = *madagascariensis* Grandid.) durch eine eigenartige Brutpflege bemerkenswert.[2]) Diese Tiere legen an trockenen Stellen eine 45—60 cm tiefe Grube mit überhängenden

---

[1]) G. THILENIUS, Vorläufiger Bericht über die Eiablage und erste Entwicklung der *Hatteria punctata* Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 1899. p. 247—256.

[2]) A. VOELTZKOW, Ueber Eiablage und Embryonalentwicklung der Krokodile. Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 1891. p. 115—120. — Ueber Biologie und Embryonalentwicklung der Krokodile. Sitz.-Ber. d. Berl. Akad. 1893. p. 347—353.

Seitenwänden und konvexem Boden an, worein die Eier abgelegt werden. Auf der Grube, die alsbald zugescharrt wird, pflegt das Muttertier zu schlafen. Sobald die Jungen reif sind, geben sie bei Erschütterung ihres Aufenthaltsortes noch innerhalb der Eischale befindlich Töne von sich. Die Mutter öffnet nun die Grube wieder und führt die ausschlüpfenden Jungen zum Wasser. Endlich giebt es eine Reihe von lebendig gebärenden Reptilien, z. B. die Blindschleiche, die Kreuzotter und die Bergeidechse.

Nicht anders liegen die Verhältnisse auch bei den Ichthyopsiden (Amphibien und Fischen). Auch hier ist eigentlich das Fehlen der Brutpflege die Regel. Freilich kennen wir von dieser Regel zahlreiche interessante Ausnahmen, und bei unserer immer noch geringen Kenntnis von der Biologie zahlreicher hierher gehörender Tierformen steht zu erwarten, dass die Zukunft uns noch manchen Fall von Brutpflege bei Ichthyopsiden kennen lehren wird.

Die einfachste Form der Brutpflege, wie sie uns unter den Fischen [1]) entgegentritt, besteht lediglich in der Auswahl eines bevorzugten Platzes zur Eiablage. So ist es beim Bitterling, bei Lachsen, Forellen u. s. w. Ein Fortschritt auf diesem Wege ist es, wenn die Eltern den abgelegten Laich sowie die junge Fischbrut noch geraume Zeit bewachen, oder wenn sie ihnen durch fortgesetzte Erregung von Strömungen im Wasser den zur Entwicklung nötigen Sauerstoff zuführen und so verhindern, dass Pilzkolonien der Nachkommenschaft ein rasches Ende bereiten. So verhält es sich mit der Brutpflege des Gründlings, des Moderlieschens und anderer Formen. Vom Sonnenfisch [2]) (*Pomotis auritus*) beobachteten wir im Berliner Aquarium wie das Weibchen in lebhafter Bewegung über einer grossen, die Nachkommenschaft bergenden Grube hin- und herschwamm. Nur wenn es galt, einen herannahenden anderen Fisch zu vertreiben, verliess es für einen Augenblick seinen Nistplatz. Aehnliches berichtet man von *Heros autochton*. Bei dieser Spezies legt das Elternpaar im Sande oder

[1]) Vgl. G. BRANDES, Die Brutpflege der Fische. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 66. p. 358—368. WIEDERSHEIM, Brutpflege bei niederen Wirbeltieren. Biol. Centr.-Bl. Bd. 20. p. 333—336.

[2]) Auch den zu den Plectognathen gehörigen *Orthagoriscus* bezeichnet man als Sonnenfisch, hier handelt es sich um eine Barschart.

Schlamme eine kleine Grube an, die zur Aufnahme des Rogens bestimmt ist. Immer ist dieser Laichplatz von wenigstens einem der Eltern bewacht. Bei diesem Wachtdienste halten sich die Tiere stets auf derselben Stelle; doch sind ihre Brustflossen unausgesetzt in Bewegung.

Ein weiterer Fortschritt ist es, wenn die Eltern oder, wie es meist der Fall ist, das Männchen allein ein eigenes Nest zur Aufnahme des Rogens erbaut, das dann zumeist mit grossem Mute gegen jeden Feind verteidigt wird. Das bekannteste Beispiel hierfür bietet unser gemeiner Stichling. Ebenfalls hierher gehört die Brutpflege der Makropoden sowie des im Ganges lebenden Regenbogenfischchens. Aus Algen erbaut das Männchen der letztgenannten Art eine Art Floss, dass durch angeheftete Luftblasen schwimmend erhalten wird. Eine Luftblase, die geschickt mitten unter die Insel gebracht wird, bewirkt eine kuppelförmige Aushöhlung des kleinen Nestes, unter die das Weibchen seinen Laich absetzt. Der Vater bewacht nun den Rogen auf das sorgfältigste und durchbohrt, sobald die junge Brut die nötige Reife erlangt hat, sein kunstvoll erbautes Floss, sodass die Fischchen durch die entstandene Oeffnung ins freie Wasser gelangen können.

Bei einer Reihe anderer Fische werden sodann die Eier und in manchen Fällen auch noch die Jungen an der Aussenseite des elterlichen Körpers getragen, und zwar sind bei der zu den Büschelkiemern gehörenden Gattung *Solenostoma* sowie bei *Aspredo,* einem Panzerwelse aus Guyana, die Weibchen die Träger der Eier, während bei Seenadeln und Seepferdchen der Laich von den Männchen in einer besonderen Bauchtasche geführt wird. Im Maule des Männchens untergebracht werden die Eier bei dem südbrasilianischen *Arius commersoni* Lac., bei den *Chromis*-Arten, sowie bei einer *Geophagus*-Art Brasiliens; bei den beiden letztgenannten kehrt sogar die bereits freilebende junge Brut bei nahender Gefahr in das Maul ihres Beschützers zurück.

In ihrer höchsten Entwicklung tritt uns die Brutpflege endlich bei einer Anzahl von lebendig gebärenden Formen entgegen. Hierzu zählen gewisse Haiarten, die Aalmutter (*Zoarces viviparus*), das Vierauge (*Anableps tetrophthalmus*), der Zehnfleckkärpfling (*Girardinus decemmaculatus*) und *Ditrema temmincki.*

Die Ursachen, die in den angedeuteten Beispielen die Fische zu einer Brutpflege genötigt haben, sind wohl, abgesehen von den Fällen,

wo es sich um die stetige Zufuhr von Sauerstoff zur Fernhaltung schädlicher Pilze handelt, in jenen Gefahren zu suchen, die von seiten lebendiger Feinde der Brut drohen, d. h. in den Gefahren des aktiven Kampfes ums Dasein. Nicht so bei den Lurchen, die ja im ausgebildeten Zustande meist Landbewohner sind, deren Embryonal-Entwicklung aber in der Regel noch an das Wasser gekettet ist. Entsprechend dieser amphibischen Lebensweise gesellen sich zu den Gefahren des aktiven Daseinskampfes noch die des passiven, deren grösste offenbar das Austrocknen der zur Aufnahme der Brut bestimmten Wasserbecken ist. Obwohl aber der Brut der Lurche von jenen beiden Seiten des Daseinskampfes Verderben droht, gilt für die grosse Mehrzahl der Formen dennoch unsere oben für die Ichthyopsiden aufgestellte Behauptung, d. h. den meisten Spezies fehlt jegliche Brutpflege. Als eine Folge dieses Mangels muss man es betrachten, wenn die Anzahl der von einem einzelnen Weibchen abgelegten Eier ausserordentlich gross ist. So liefert das ♀ unseres gewöhnlichen grünen Wasserfrosches (*Rana esculenta*) alljährlich etwa 4000 Eier.

Unsere heimischen schwanzlosen Lurche entbehren mit der einzigen Ausnahme der Geburtshelferkröte einer Brutpflege. Sie alle setzen ihre umfangreichen Laichmassen ins Wasser ab, ohne sich jemals wieder darum zu kümmern. Zahlreicher sind die Fälle von Brutpflege bei den tropischen Anuren. Es ist dieses Verhältnis auch durchaus natürlich. Erstens nämlich steigern sich die Gefahren des Daseinskampfes in der lebensreichen Tropenwelt ganz ausserordentlich; sodann aber erreichen auch die Batrachier gerade in den Tropenländern das Maximum ihrer Entwicklung.

Die Fälle von Brutpflege bei schwanzlosen Batrachiern,[1]) die auf den folgenden Blättern zusammengestellt sind, lassen sich nach bio-

[1]) Unter den geschwänzten Amphibien sind durch intensivere Brutpflege bemerkenswert der nordamerikanische Salamander *Desmognathus fuscus*, dessen ♀ die Eierstränge auf dem Nacken tragen, das Molchgenus *Amphiuma* sowie der fusslose Ceyloneser *Ichthyophis glutinosus*. Die Weibchen der beiden letztgenannten Formen legen ihre Eier in feuchte Erdhöhlen ab und umschlingen sie mit ihrem Körper. Wahrscheinlich spielt das Hautsekret der Muttertiere bei der Ernährung der Embryonen eine wichtige Rolle. Lebendig gebärend ist wahrscheinlich das Genus *Spelerpes*, sicher aber die Spezies *Salamandra atra*. Auch bei *Salamandra maculata* verlassen die Eier schon weit entwickelt den mütterlichen Körper.

logischen Gesichtspunkten in zwei grosse Gruppen einteilen. Es kann sich nämlich, wie bereits oben angedeutet wurde, entweder um Schutz der Brut in aktiven oder um Schutz im passiven Daseinskampfe handeln. Freilich muss dabei gleich von vornherein bemerkt werden, dass eine so reinliche Scheidung, wie unser menschliches Klassifikationsbedürfnis sie erstrebt, in der Natur keineswegs überall durchgeführt ist. So mag auch bei unserem Thema hin und wieder eine Brutpflege, die in erster Linie vor lebendigen Feinden Schutz gewährt, gleichzeitig auch allerlei Unbilden der Witterung unwirksam machen und umgekehrt in noch viel höherem Masse.

In diesem Sinne möge die nachstehende Tabelle, die einen Ueberblick über die Brutpflege der Anuren giebt, verstanden sein:

I. Brutpflege zum Schutze im aktiven Daseinskampfe.

A) Ablage der Eier in kleinen Ringbassins:

1. *Hyla faber* Wied.

B) Ablage der Eier in feuchten Erdlöchern:

2. *Leptodactylus mystacinus* Burm.
3. „ *typhonius* Daud.
4. *Paludicola gracilis* Blgr. = *Gomphobates notatus* Hens.
5. *Rhacophorus eques* Günth.
6. *Rana tigrina* Daud. (*var. gracilis?*).
7. *Pseudophryne australis* Gray
8. *Rhacophorus schlegeli* Günth.

C) Ablage der Eier über einer Wasserfläche in der Luft (an Blättern oder senkrechten Steinwänden):

9. *Chiromantis rufescens* Günth.
10. *Phyllomedusa iheringi* Blgr.
11. „ *burmeisteri* Blgr.
12. *Rappia sp.?* (von Kamerun)
13. *Hyla nebulosa* Spix
14. *Rhacophorus maculatus* Gray und *Rh. nanus* Günth.
15. *Phyllomedusa hypochondrialis* Daud.

D) Die Eier werden am Körper der Eltern getragen:

16. *Alytes obstetricans* Laur.
17. *Rappia sp.?* (von Madagaskar)

18. *Rhacophorus reticulatus* Günth.
19. *Pipa americana* Laur.

II. Brutpflege zum Schutze im passiven Daseinskampfe infolge ungünstiger Wasserverhältnisse.

A) Die Larven ernähren sich z. T. noch selbständig im Wasser.

a) Erster Teil der Larven-Entwicklung im Wasser.

20. *Hylodes lineatus* Dum. u. Bibr. (nach Wyman)
    = *Dendrobates sp.?*
21. *Dendrobates trivittatus* Spix
    („ *tinctorius* Schneid.)
    „ *braccatus* Cope
22. *Prostherapis trinitatis* S. Garm.
23. *Rhacophorus reinwardti* Schleg.?

b) Letzter Teil der Larven-Entwicklung im Wasser.

24. *Nototrema marsupiatum* Dum. u. Bibr.
    „ *plumbeum* Blgr.

B) Die Larven ernähren sich nie selbständig. Die gesamte Metamorphose findet im Eie statt.

a) Die Larven entwickeln sich in mehr oder weniger abgeschlossenen Behältern des elterlichen Körpers.

25. *Nototrema oviferum* Weinl.
    „ *testudineum* Espada
    „ *fissipes* Blgr.
26. „ *pygmaeum* Böttg.
    Amphignathodon guentheri Blgr.
27. *Hyla goeldii* Blgr.
28. *Rhinoderma darwini* Dum. u. Bibr.

b) Die Eier werden frei abgelegt und von den Eltern vielleicht nur bewacht.

29. *Arthroleptis seychellensis* Boettg.
30. *Hylodes martinicensis* Tschudi
    (*Thoropa miliaris* Spix)
31. *Rana opisthodon* Blgr.
32. *Cornufer salomonis* Blgr.

I.

Für Eier und Quappen der Amphibien bietet das offene Wasser mancherlei Gefahren; denn hier tummeln sich Wasserkäfer und Käferlarven, Notonectiden und anderes Raubzeug, immer bereit, die hilflosen Pflanzenfresser zu überfallen und zu morden. Vornehmlich wohl zum Schutze gegen solche Widersacher birgt ein brasilianischer Laubfrosch, *Hyla faber*,[1]) seine Brut hinter einem schützenden Ringwalle, der allen jenen Räubern aus dem Insektenreiche den Zutritt in hohem Grade erschwert.

Es ist dies ein eigenartiges, aber gewiss recht wirkungsvolles Verfahren, das zahlreiche Fährnisse, die den Eiern wie den Kaulquappen im offenen Wasser der Tümpel drohen, abwendet. *Hyla faber* Wied (= *H. palmata* Burm. = *H. maxima* Reinhardt et Lütken) ist in der Provinz Rio de Janeiro namentlich in den gebirgigen Gebieten der Serra dos Orgãos sehr häufig. Zur Zeit der Begattung versammeln sich die Tiere in grosser Individuenanzahl in kleinen stehenden Wasserbecken; und hier lassen die Männchen ihren melodischen Lockruf während der Nachtzeit ertönen. Ihre Stimme hat einen angenehmen, metallischen Klang, vergleichbar dem Schalle eines angeschlagenen Tamtams oder dem Hammerschlage, wie er von einer Schmiedewerkstatt „in die Weite klingt". Deswegen nennen die Eingeborenen das Tier „den Schmidt" (Ferreiro = Smith).

Im seichten Wasser jener Tümpel, die den beiden Geschlechtern als Rendezvous-Plätze dienen, legen nun die Weibchen gewissermassen Kinderstuben für die Brut an. GOELDI, der während heller Mondnächte

---

[1]) E. GOELDI, Contribution to the knowledge of the Breeding-habits of some Tree-Frogs (Hylidae) of the Serra dos Orgãos, Rio de Janeiro, Brazil. Proc. Zool. Soc. London 1895. p. 89—97. 2 Fig.

die Tiere mehrfach bei ihrer Bauthätigkeit beobachten konnte, entwirft etwa folgende Schilderung. Die Weibchen tauchen bis auf den Grund des Tümpels hinab, so dass nur noch die Bewegung der Wasseroberfläche ihre Anwesenheit verrät, und wühlen Schlammmassen vom Boden des Gewässers los. Mit einer Ladung Schmutz taucht nach kurzer Zeit der Frosch wieder auf (jedoch so, dass nur die Vorderextremitäten aus dem Wasser herausschauen) und setzt seine Last an einer bestimmten Stelle nieder. Die nächste Ladung Schlamm wird alsdann dicht neben der ersten deponiert, und so reiht sich Ladung an Ladung.

Von Zeit zu Zeit ereignet es sich, dass die Tiere zwei zeitlich einander folgende Schlammladungen nicht dicht nebeneinander absetzen, dass also zunächst eine Lücke offen bleibt. Niemals aber wird diese nachträgliche Ausfüllung derartiger Intervalle vergessen, so dass schliesslich ein nahezu regelmässiger, vollkommen geschlossener etwa 10 cm hoher Erdring über den Wasserspiegel emporragt. Der Durchmesser dieser Ringe, die einem Atolle oder dem wassererfüllten Krater eines erloschenen Vulkans ausserordentlich ähnlich sehen, beträgt etwa 30 cm. Die Aussenseite der Ringwälle erfährt keinerlei weitere Bearbeitung, die Innenseite dagegen sowie der Boden der kleinen Bassins werden auf das sorgfältigste geglättet. Bei dieser Thätigkeit kommen den Fröschen die stark verbreiterten Phalangen ihrer Hände, die sich wie eine Maurerkelle verwerten lassen, trefflich zu statten. In ihrem ganzen Habitus erinnern die Fingerkuppen des „Schmiedes“ an die infolge des fortgesetzten Teigknetens ebenfalls meist nicht unbeträchtlich verbreiterten Fingerenden der Bäcker. Die Vorderextremitäten benutzt *Hyla faber* in erster Linie zum Glätten der Innenwandung des Bassinrandes; während der Boden des Beckens durch die Thätigkeit des Bauches seine Politur erhält. Nebenstehende Fig. 1 zeigt eine Anzahl fertiger Brutbassins. Nur zur Nachtzeit verweilen die Frösche bei ihrer Bauthätigkeit. Die Männchen beteiligen sich an diesen Brutpflegearbeiten in keiner Weise. Sie sitzen, ohne noch einen Lockruf erschallen zu lassen, auf dem Rücken des bauenden Weibchens. Ihr Begattungseifer ist im Vergleich zu unseren heimischen Fröschen nur gering; durch jede Beunruhigung lassen sie sich vom Rücken der Gattin verjagen und kehren erst nach geraumer Zeit dorthin zurück. Innerhalb zweier Nächte durchschnittlich vollendet ein Weibchen den

Bau seines Brutbassins, worein es meist in der dritten Nacht, seltener erst nach mehreren Tagen seine Eimassen ablegt. Am 4. oder 5. Tage kriechen die jungen Kaulquappen aus; indessen ist die Länge dieser Zeitdauer je nach der Witterung mannigfachen Schwankungen unterworfen. Die Quappen behalten ihren larvalen Charakter bis der junge Frosch eine Länge von 3 cm erreicht hat. Die Eltern halten sich bei Tage meist in der Umgebung ihrer Brutstätte auf; sind jedoch nicht leicht zu bemerken. Einige Male wurde ein Weibchen im Innern eines Bassins beobachtet.

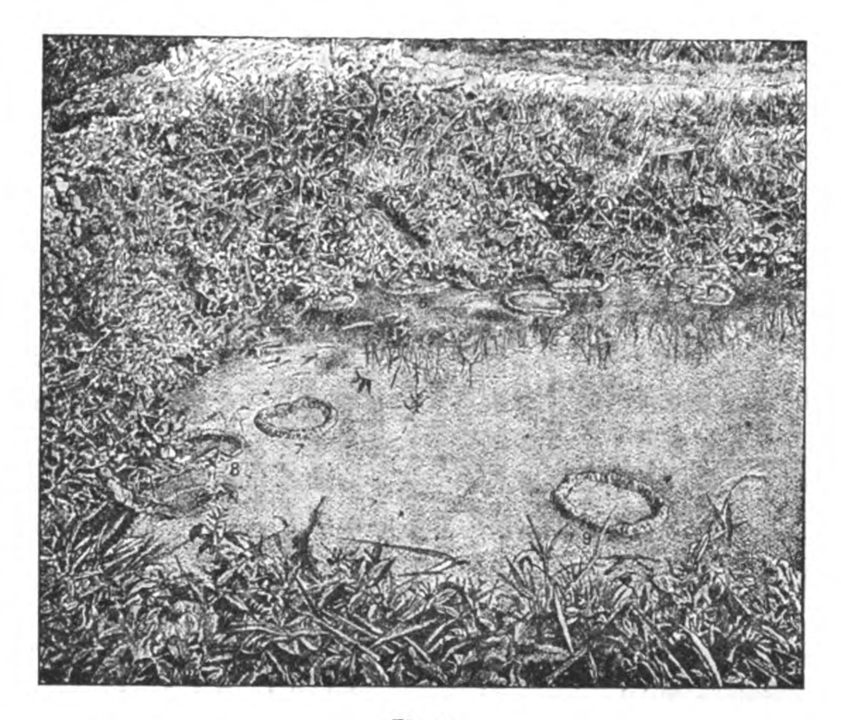


Fig. 1.
Brutbassins von *Hyla faber* (nach GOELDI).

Ein Vergleich der Larvenentwicklung von *Hyla faber* mit dem entsprechenden Vorgange von *Rana esculenta* ergiebt, dass die bis zum Ausschlüpfen der jungen Quappen nötige Zeit für beide Spezies gewöhnlich nahezu gleich ist. Vielleicht deutet diese Uebereinstimmung darauf hin, dass die etwas höhere Temperatur, wie sie dem Wasser der geschilderten Brutbassins offenbar zukommt, von höchstens ganz geringem Einflusse auf die Entwicklung der Eier ist. Bei sehr trockenem

Wetter verdunstet übrigens der gesamte Wasserinhalt der Bassins, und die Brut ist alsdann verloren. Auch heftige Regengüsse zerwaschen zuweilen die Wandungen der Bassins; in diesem Falle werden die Quappen ins freie Wasser hinübergespült.

Die Angabe von HENSEL über Nestbau bei der Spezies *Leptodactylus ocellatus* (= *Cystignatus ocell.*) ist nach GOELDI auf *Hyla faber* zu beziehen. Beide Frösche kommen meist nebeneinander vor, so dass eine Verwechslung sehr leicht unterlaufen konnte.

Während bei *Hyla faber* Eier und Quappen bis zur fast vollendeten Metamorphose vor den Gefahren des offenen Wassers geschützt werden, kommt es einer Anzahl anderer Frösche augenscheinlich lediglich auf einen Schutz der Eier und der ersten Jugendstadien der Quappen an. Durch die Beobachtungen von C. THON[1]) ist bekannt, dass in den Eimassen von *Rana fusca* und *R. esculenta* als erste Gäste zahlreiche kleine Dyticiden (*Hydroporus halensis* und *pictus, Haliplus fulvus, Rhantus notatus*) sich einstellen. Sie bewegen sich rührig an der Gallerte des Laiches herum. Offenbar finden diese kleinen Raubtiere in den sich entwickelnden Froschembryonen oder in der diese einhüllenden Eiweissmasse ein willkommenes Futter. Später gesellen sich zu diesen Käfern einige Wassermilbenspezies, denen sich, sobald die Gallerte der Eiklumpen zu zerfliessen beginnt, zahlreiche niedere Krebse aus den Ordnungen der Copepoden, Cladoceren und Ostracoden anschliessen.

Im Gegensatze zu dem harmlosen Charakter der letztgenannten Laichbewohner erstehen den soeben ausgeschlüpften Quappen in den Larven einiger Trichopteren überaus gefährliche Feinde, hauptsächlich sind hier die Arten *Limnophilus rhombicus* und *L. flavicornis* zu nennen, deren Verdauungsröhre häufig von zerbissenen Froschquappen geradezu überfüllt ist. Auch die schon erwähnten Dyticiden stellen den winzigen Froschlarven, die an im Wasser liegenden Aestchen und Hölzchen sich zu Haufen versammeln, mit grosser Fresslust nach; sie beissen die Kaulquappen gewöhnlich in der Mitte entzwei und verzehren das vordere Körperende.

---

[1]) C. THON, Einige Beobachtungen über die Fauna, welche sich im Froschlaich aufhält. Verhandl. d. zool.-bot. Ges. in Wien, 1899, Bd. 49, p. 49.

Die Beobachtungen THON's lassen es uns durchaus begreiflich erscheinen, wenn eine Anzahl von Anuren ihre Laichmassen ausserhalb des Wassers in feuchten Erdhöhlen ablegt, so dass die Quappen erst in reiferen Entwicklungsstadien, wo sie den genannten Raubtieren weniger leicht zum Opfer werden, ins feuchte Element gelangen.

In typischer Form findet sich dieser Modus der Brutpflege bei *Leptodactylus mystacinus* (= *Cystignathus myst.* Hens. = *Rana myst.* Spix), der zu der Familie der Cystignathiden und zur Unterfamilie der Schiebbrustfrösche (*Arcifera*) gehört und in Süd-Brasilien heimisch ist.[1]) Die genannte Spezies legt in der Nähe von Tümpeln an Stellen, bis zu denen nach starken Regengüssen der Wasserspiegel ansteigt, Höhlungen etwa von der Grösse eines Tassenkopfes an. Diese feuchten Vertiefungen des Erdreiches dienen zur Aufnahme der nicht eben zahlreichen, strohgelben Eier. Schon in der geringen Anzahl der Eier darf man wohl einen Beleg dafür erblicken, dass die von unserer Spezies betriebene Pflege der Brut in der That einen sehr wirksamen Schutz gewährt. Freilich ist mehrfach bei den Laichmassen eine kleine Wasserkäferlarve, die offenbar von den Eiern selbst oder von deren Umhüllung zehrt, beobachtet worden: man ersieht hieraus, wie trotz aller Vorsichtsmassregeln manche Liebhaber des Froschkaviars ihre Beute zu finden wissen. Die Eimasse selbst ist rings von einer weissen, zähen Schleimhülle umgeben, die mit dem „Schnee“, wie er in der Haushaltung aus flüssigem Eiweiss bereitet wird, einigermassen Aehnlichkeit besitzen soll. Neben ihrer Funktion als Schutzmantel dient die schneeige Schleimmasse auch zur Ernährung der Brut; denn sie vermindert sich um so mehr, je länger die Larven in den Erdhöhlen zurückbleiben. Ob aber die Kaulquappen ihre gesamte Metamorphose innerhalb jener Nester, d. h. ganz ausserhalb des Wassers, durchlaufen können, ist höchst unwahrscheinlich. Die jungen Larven sind, solange sie noch äussere Kiemen tragen, strohgelb gefärbt wie die Eier. Die Oberseite der Tiere wird jedoch bald dunkler. Die erwachsenen Quappen endlich ähneln denen von *R. esculenta* in hohem Masse: ihre Oberseite ist grünlich braun, die Unterseite nahezu

[1]) R. HENSEL, Beiträge zur Kenntnis der Wirbeltiere Süd-Brasiliens. Arch. f. Naturgesch. 1867, p. 33, 129.

silberweiss; nur die Schwanzflosse ist weniger stark entwickelt, als dies bei den Larven unseres Teichfrosches der Fall ist.

Die mehr oder weniger erwachsenen Kaulquappen gelangen nun, sobald der Spiegel des benachbarten Tümpels bis an die sie bergende Erdhöhlung gestiegen ist, ins offene Wasser. Für den Fall, dass dieses ihr Wohngewässer infolge andauernder Dürre austrocknet, sind die Quappen mit der Fähigkeit, reichliche Schleimmassen auszusondern ausgerüstet. Bekannt ist ja von einer Reihe von Rädertieren, Infusorien, und wohl auch kleinen Nematoden u. a. m., dass sie durch Absonderung einer Schleimschicht im stande sind, längere oder kürzere Zeit in Trockenstarre zu verharren. In ähnlicher Weise vermögen auch die Larven von *Leptodactylus mystacinus* eine Zeitlang ohne Wasser zu existieren. Sobald der von ihnen bewohnte Tümpel ausgetrocknet ist, scharen sich die Quappen unter Brettern und anderen Gegenständen, unter denen ihnen ein gewisser Feuchtigkeitsgrad gesichert ist, zu Klumpen zusammen. Diese Zusammenrottung ist eine überaus zweckmässige Erscheinung: verringern doch die Tiere auf diese Weise ihre Oberfläche und damit auch die Gefahr des Vertrocknens sehr beträchtlich. Dass infolge dieser Schutzmassregeln die Lebensenergie der Kaulquappen längere Zeit hindurch trotz allen Wassermangels erhalten bleibt, zeigt sich bei der Entfernung ihres Schutzdaches. Alsdann wimmeln die Tiere sogleich nach allen Seiten auseinander.

Von einem nahen Verwandten unseres *Leptodactylus mystacinus*,[1]) von dem auf Puertorico heimischen *Leptodactylus typhonius* Daud. (= *L. albilabris* nach BOETTGER, cfr. BREHM) beobachtete GUNDLACH eine ganz ähnliche Brutpflege. Anfang November fand er die strohgelben Eier umschlossen von einer Schaummasse in nassen Vertiefungen in der Nähe von Tümpeln vor. Er stellte fest, dass sowohl die Entwicklung des Schwanzes wie die der Kiemen ausserhalb des Wassers stattfindet. In Wasser gesetzt schwammen die Larven fleissig umher und frassen begierig Fleisch, das ihnen gereicht wurde. Ende November

[1]) W. PETERS, Ueber eine von KRUG und GUNDLACH auf der Insel Puertorico gemachte Sammlung von Amphibien, sowie über die Entwicklung eines Batrachiers, *Hylodes martinicensis*, ohne Metamorphose. Mon. Ber. Berl. Akad. d. Wiss. 1876. p. 709.

zeigte sich die erste Spur der Hinterbeine; anfang Dezember wurden auch die Vorderextremitäten bemerkbar. Am 7. Dez. begann der Schwanz zu schrumpfen; die Tiere hatten nun schon nahezu Froschgestalt und kletterten an der Glaswandung ihres Gefängnisses munter umher.

Zwei weitere Spezies, deren Brutpflege wohl genau mit der von *Leptodactylus mystacinus* übereinstimmt, sind die in Brasilien (Rio Grande do Sul) und Argentinien beobachtete *Paludicola gracilis* Blgr. (= *Cystignathus grac.* D'Orbigny = *Gomphobates notatus* Hens. non Reinhardt et Lütken) sowie *Rhacophorus eques* auf Ceylon. Die schaumigen Eimassen beider Frösche werden am Lande abgelegt in der Nähe von Tümpeln. In einem Falle wurden zwei Kaulquappen der erstgenannten Spezies unter gefällten Baumstämmen unfern eines ausgetrockneten Sumpfes beobachtet. Endlich legt auch die ebenfalls in Ceylon heimische *Rana tigrina* (wahrscheinlich *var. gracilis*) nach FERGUSON ihren Laich in feuchte Löcher in der Umgebung von Tümpeln ab, und ebenso *Pseudophryne australis* unter Steinen, wo die Larven innerhalb der Eihülle oft Monate lang auf Hochwasser warten.

Das den zuletzt besprochenen Fällen von Brutpflege gemeinsame Prinzip ist etwa folgendes: Die Larven machen, um vor den Angriffen lebendiger Feinde gesichert zu sein, die erste Zeit ihrer Entwicklung ausserhalb des Wasser durch und zwar in offenen Erdlöchern, aus denen sie beim Steigen benachbarter Wasserflächen ins offene Wasser hinübergeführt werden. Eine nicht sehr wesentliche Abweichung von diesem Prinzipe finden wir bei dem japanischen *Rhacophorus schlegeli* Gthr. insofern, als die Eimassen bei dieser Spezies in unterirdischen Höhlungen untergebracht werden. Schon in den Monaten April und Mai lässt das bis dahin einsam lebende, nicht über 4 cm lange Männchen von *Rhacophorus* seinen Lockruf ertönen und lockt so das Weibchen, das eine Maximalgrösse von 6 cm erreichen kann, herbei. Die Tiere treten aldann in die Kopula ein. Im moorigen Wiesenboden, hart am Rande abschüssiger Gräben oder an dem Ufer eines überschwemmten Reisfeldes gräbt sich nun das Weibchen mit dem Männchen auf dem Rücken in den feuchten Boden ein. Etwa 10—15 cm über dem

[1]) S. IKEDA, Notes on the Breeding Habit and Development of *Rhocophorus schlegeli* Gthr. Annot. Zool. Japon. Vol. I. Tokyo 1897.

Wasserspiegel wird alsdann eine rundliche Höhlung hergestellt, deren Inneres das Weibchen, indem es sich fortwährend darin herumdreht und dabei seinen Leib gegen die Wandungen presst, vollständig ausglättet. Bei dieser polierenden Thätigkeit, die einigermassen an die Glättung des Bassinbodens bei *Hyla faber* erinnert, wird auch der Eingang, durch den sich die Tiere in ihre unterirdische Höhlung gebohrt hatten, wieder gänzlich verschlossen.

Jetzt beginnt das Weibchen seine Thätigkeit, indem es aus der Kloakenöffnung ein hühnereiweissartiges Sekret austreten lässt. Durch schlagende Bewegungen der Füsse wird diese zähe Substanz in eine schneeige, zahllose Luftblassen einschliessende Masse verwandelt. Durch geeignete Streckbewegungen entfernt das Männchen, das während aller dieser Manöver seinen Platz auf dem Rücken des Weibchens nicht verlassen hat, die Eiweissmassen, die an der Kloake des Weibchens sich festsetzen. So wird das Austreten der Eier ermöglicht, das durch Streichbewegungen, die das Männchen in der Beckengegend des Weibchens ausführt, unterstützt wird. Die Eier finden ihren Platz in der Mitte der schaumigen Masse. Nach erfolgter Eiablage bohren sich die Tiere durch einen in schräger Richtung abwärts führenden Kanal bis zur Grabenböschung durch, und treten nun in ihr luftiges Baumleben ein. Fig. 2 giebt eine schematische Darstellung der Bruthöhle mit ihrem Zu- und Ausgang.

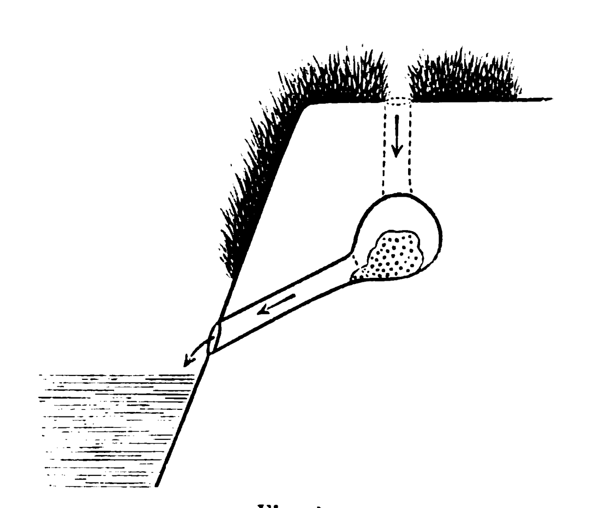


Fig. 2.
Schema der Bruthöhle von *Rhacophorus schlegeli* mit Zu- und Ausgang.

Die schaumige Masse, mit der *Rhacophorus schlegeli* seinen Laich umhüllt, hat für die Entwicklung der Larven eine überaus vielseitige Bedeutung. Zunächst sorgt sie für die nötige Feuchtigkeit und dient vielleicht auch zur Ernährung der jungen Brut. Sodann liefert die Luftmenge, die in dem Schleime eingeschlossen ist, den Larven den zur Athmung unentbehrlichen

Sauerstoff. Es erinnert dies lebhaft an die Brutpflege der Makropoden. Bei diesen Geschöpfen giebt das Männchen eine grosse Anzahl mit Luft gefüllter Speichelbläschen von sich, bis eine ansehnliche Luftblasenschicht zu stande gekommen ist. Unterhalb dieser Decke findet die Ablage der Eier statt, die nach oben steigen und sich der Bläschenschicht eng anschmiegen, in der sie den zur Athmung unentbehrlichen Sauerstoff vorfinden. Endlich dient bei unserem *Rhacophorus* die Schaummasse als Vehikel, das zu geeigneter Zeit die Kaulquappen in das Wasser des benachbarten Grabens befördert. Einige Tage nach der Eiablage nämlich beginnt das Eiweiss sich allmählich zu verflüssigen und sickert in jenem Kanale, der den kopulierenden Fröschen als Ausgang diente, nach und nach immer tiefer hinab. So entsteht eine veritable Rutschbahn, auf der die jungen Kaulquappen auf rein mechanischem Wege ins Wasser gelangen.

W. J. Holland[1]) berichtet von derselben Spezies *Rhacophorus schlegeli*, sie lege zuweilen ihre schaumigen Laichmassen an über Wasser hangenden Zweigen auf Blättern ab. Sicherlich liegt hier eine Verwechslung mit einer anderen Froschart vor; denn wenn eine Spezies einmal den Instinkt unterirdische Bruthöhlen anzulegen besitzt, so wird sie nicht ihren Laich auf Bäumen ablegen. Im Prinzipe bedeutet es freilich keinen grossen Unterschied, ob die Laichmassen in Erdhöhlen, oder ob sie auf Baumblättern abgesetzt werden. Schutz der Eier sowie der eben ausgeschlüpften Larven wird durch beide Methoden in gleicher Weise erreicht. Die Natur arbeitet eben nicht alles über einen Leisten, sondern benutzt zur Erreichung des nämlichen Zieles oft die verschiedensten Wege.

In der That giebt es eine ganze Reihe von Batrachiern, die ihre Eimassen in der Luft an Pflanzenteilen ablegen in der Art, dass die jungen Quappen wiederum auf rein mechanischem Wege in ein unter ihnen befindliches Wasserbecken hinabgelangen.

In diesem Zusammenhange ist zunächst *Chiromantis rufescens*[2]) (= *Chir. guiniensis* B. und Peters), eine in Kamerun heimische Ranide,

---

[1]) Holland, W. J., Arboreal Tadpoles. Americ. Naturalist. Bd. 23. p. 383.

[2]) W. Peters, Ueber die von Herrn Prof. Dr. R. Buchholz in Westafrika gesammelten Amphibien. Mon. Ber. Berl. Akad. d. Wiss 1875. p. 196–212. Mit 3 Tafeln.

zu erwähnen. W. Buchholz, dem wir einen ausführlichen Bericht über den genannten Kletterfrosch verdanken, beobachtete Ende Juni auf dem Blatte eines niedrigen, halb im Wasser stehenden Baumes einige ziemlich umfangreiche, schneeig-schaumige Massen von lockerer Konsistenz, deren Aussenwandung an der Luft völlig erstarrt war (Fig. 3). Er vermutete zunächst, das Bauwerk eines Insektes vor sich zu haben, war jedoch nicht wenig erstaunt, als er im Inneren des fraglichen Gebildes an der Blattoberfläche eine flüssige, eiweissartige Schaumsubstanz entdeckte, in der soeben ausgeschlüpfte Froschlarven sich aufhielten. Bei näherem Zusehen bemerkte er sodann auch in der noch nicht verflüssigten teigartigen Masse zerstreut zahlreiche Eier eingebacken, die wegen ihrer völligen Durchsichtigkeit dem Beobachter im ersten Augenblicke entgangen waren. Buchholz bewahrte nun den gesamten Laichklumpen sorgfältig auf einen Teller auf und konnte nach Verlauf von 3—4 Tagen konstatieren, dass der grösste Teil der Schaummassen verflüssigt war. Innerhalb derselben Zeit waren auch die jungen Larven aus den Eiern ausgeschlüpft und schwammen — ausgerüstet mit langem Ruderschwanze und Kiemenbüscheln — munter in der Flüssigkeit umher. In Wasser gesetzt, entwickelten sich die Tiere in völlig regulärer Weise weiter, während diejenigen Individuen, die in der Eiweissmasse belassen worden waren, zu Grunde gingen, wohl ein Beweis, dass die Schaumsubstanz nicht im stande ist, die Larven bis zu ihrer völligen Entwicklung zu ernähren. Selbstredend gelangen auch in der freien Natur die jungen Quappen in das unter ihnen sich ausbreitende Wasser; sie werden entweder durch Regengüsse abgespült oder tropfen mit der verflüssigten Eiweissmasse nach unten.



Fig. 3.
Laichmasse von *Chiromantis rufescens*. Nach W. Peters.

Im Anfange des Juli bemerkte Buchholz am Rande eines Teiches noch zahlreiche derartige Laichmassen auf Bäumen, oft 3 m und mehr über dem Wasserspiegel. Die Ablage des Laichklumpens findet nach

unserem Autor in der Nacht statt. Nur einmal gelang es ihm eines Morgens, einen Frosch, der an einer Baumwurzel dicht über der Wasseroberfläche Platz genommen hatte, kurz nach dem Laichen zu beobachten. Das Tier umarmte die von ihm abgelegte Schaummasse mit allen vier Extremitäten etwa so, wie das Froschmännchen das Weibchen während der Kopula zu umfassen pflegt. Der soeben abgesetzte Laich erwies sich als halbflüssig und zähe; im Laufe des Tages jedoch erstarrte seine Oberfläche an der Luft.

In ganz ähnlicher Weise gestaltet sich die Brutpflege bei einigen Arten der den Hyliden zugehörigen Gattung *Phyllomedusa* sowie bei einer vorläufig nicht bestimmbaren, wahrscheinlich neuen *Rappia*-Art[1]) aus Westafrika. Aus dem Genus *Phyllomedusa* klebt die in Rio Grande do Sul heimische Spezies *Ph. iheringi*[2]) mit ihren 4—5 cm langen und 1,5—2 cm breiten Eimassen zwei oder drei Blätter zusammen. Aehnlich verfährt *Ph. burmeisteri* Blgr., die auf Trinidad lebt. Nach den Angaben von Mole und Urich[3]) verkittet sie mit ihrem schleimigen Laich an über Pfützen hängenden Zweigen gefiederte Blätter. Eine derartige Laichmasse befindet sich im Museum der Senckenbergischen Gesellschaft zu Frankfurt a. M. und ist in Fig. 5 auf der Tafel II wiedergegeben. Die erwähnte *Rappia,* von der dem Berliner Museum ein Exemplar durch Zenker aus Bipindihof in Kamerun eingesandt wurde, gehört zu der Untergruppe, die durch Mangel des Trommelfelles ausgezeichnet ist. Gleichzeitig mit dem Tiere wurde auch das Blatt eines immergrünen Gewächses mit dem Laich des Frosches eingeschickt. Die Laichmasse besteht aus etwa 30 Eiern, deren Durchmesser 2 mm beträgt; sie ist vermittelst Schleimes an der Blattfläche festgeheftet, Taf. IV, Fig. 2. Leider ist nicht bekannt, ob das geschilderte Gelege sich über einer Wasserfläche befunden hat; indessen ist es

---

[1]) Dr. Tornier wird in der aus seiner Feder zu erwartenden Bearbeitung der Kameruner Amphibien den wirklichen Namen dieser Spezies angeben. Bei der völlig im argen liegenden Nomenclatur der Gattung *Rappia* ist eine sichere Bestimmung zur Zeit geradezu unmöglich.

[2]) H. v. Ihering, On the Ovoposition in *Phyllomedusa iheringi* (Textfigur) Ann. and Mag. of Nat. Hist. 5. Ser. Vol. 17. 1886. p. 461—463.

[3]) Mole und Urich, A preliminary list of the Reptiles and Batrachians of the island of Trinidad. With description of two new Spezies by O. Boettger. Journ. Trinidad Field Naturalist Club. Vol. 2. 1894. p. 77—90.

wohl unzweifelhaft, dass hier eine ganz analoge Brutpflege wie bei *Chiromantis rufescens* vorliegt.

Auch bei dem Bananenfrosche *Hyla nebulosa* Spix [1]) (= *H. luteola* Günth. und Burm.), einer südamerikanischen Hylide liegen anscheinend ganz analoge Brutpflegeerscheinungen vor. Die Weibchen dieser Spezies, die in den Scheiden alter Bananenblätter (*Musa*) anzutreffen sind, legen ihren schaumigen weisslichen Laichklumpen, die dem Kuckuckspeichel unserer Wiesen sehr ähnlich sind, an die Ränder und die Innenseite welker Bananenblätter, d. h. an Stellen, wo den Larven, die man sich vermittelst ihrer langen Schwänze bald in der Schaummasse schlängeln sieht, während der heissen Tagesstunden stets eine genügende Kühle und Feuchtigkeitsmenge zur Verfügung steht. Das weitere Schicksal der Quappen ist ungewiss, doch ist es wohl am wahrscheinlichsten, dass die Geschöpfe wie bei den letzthin besprochenen Batrachiern schliesslich im offenen Wasser eines Tümpels ihre Entwicklung vollenden. Indessen ist GOELDI in dieser Frage anderer Meinung; er glaubt, die gesamte Metamorphose finde ausserhalb des Wassers statt. Er stützt sich dabei auf die von ihm eruierte Beobachtungs-Thatsache, dass die jungen Larven sofort sterben, wenn sie aus ihrer Schaummasse entfernt und in Wasser gesetzt werden. Dieses Argument entbehrt jedoch jeglicher Beweiskraft. Sterben doch auch die Larven unserer heimischen Frösche, wenn sie aus ihrer Schleimumhüllung herausgezogen und in Wasser übergeführt werden; und trotzdem machen sie fast ihre ganze Metamorphose im Wasser durch. Das Gleiche gilt auch von dem oben beschriebenen *Rhacophorus schlegeli*; auch seine Larven, die doch auch im freien Wasser ihre Entwicklung abschliessen, gehen zu Grunde, wenn sie ihrer kühlen Erdhöhlung vorzeitig entrissen ins feuchte Element gelangen.

Endlich hat GÜNTHER [2]) in der Nähe von Kandy auf Ceylon an der Wand einer Cysterne über dem Wasserspiegel Eimassen mit

[1]) E. GOELDI, Contribution to the knowledge of the Breeding-habits of some Tree-Frogs (Hylidae) of the Serra dos Orgãos, Rio de Janeiro, Brazil. Proc. Zool. Soc. Lond. 1895. p. 89—97. 2 Fig.

[2]) ALBERT GÜNTHER, Notes on the Mode of Propagation of some Ceylonese Tree-Frogs, with Description of two new Species. Ann. and Mag. Nat. Hist. 4. Ser. 1876. Vol. 17. p. 377—381.

schaumiger Umhüllung beobachtet. Er schildert diese 3—4 cm langen Gebilde als schwammige, mit Hohlräumen versehene Massen, die in Spiritus ein grünliches Aussehen annahmen. Was den Inhalt der Hohlräume anbetrifft, so ist Günther zweifelhaft, ob er ihn sich aus Luft oder aus Wasser bestehend denken soll. Nach allem vorhergesagten ist es als durchaus sicher zu betrachten, dass es sich hier nur um Luftblassen handeln kann. Als Produzenten dieser Laichklumpen glaubte Günther *Ixalus*-Arten betrachten zu müssen.

Diese letztere Behauptung wird jedoch von Ferguson[1]) angefochten. Auch dieser Forscher hat mehrfach ganz ähnliche Schaummassen beobachtet wie Günther, so an senkrechten Wänden von Steinbrüchen oder an feuchten Bananenstrunken. Immer waren die Eiklumpen so abgesetzt, dass die ausschlüpfenden Larven direkt ins Wasser herabfallen konnten. Als mutmassliche Urheber dieser Gebilde nennt Ferguson aber *Rhacaphorus nanus* und *Rhac. maculatns* (= *Polypedatus mac.* = *Rana temporalis?*). Bei Kolombo nämlich, wo Ferguson seine Beobachtungen angestellt hat, fehlt das Genus *Ixalus* vollkommen. Aus diesem Grunde nimmt Ferguson auch für Kandy an Stelle von *Ixalus*-Arten *Rhacophorus*-Arten an. Wenn auch dieser Schluss nicht ganz zwingend ist, so wird man ihm einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit doch nicht versagen können.

Im wesentlichen auf dem gleichen Prinzipe, wie bei den vorstehend aufgezählten Fällen, beruht schliesslich auch die Brutpflege der in Paraguay heimischen *Phyllomedusa hypochondrialis*[2]) Cope, eines Frosches, den die Eingeborenen mit einem onomatopoetischen Namen als „Wollunnkuk" bezeichnen. Die schmucken Tiere, deren Oberseite glänzendgrün und deren Unterseite prächtig rot gefärbt ist, sind wenig lebhaft und kommen namentlich zur Nachtzeit hervor. Interessant sind sie durch die Fähigkeit in kürzester Zeit die Farbe zu wechseln. Ein Tier, das soeben noch in glänzend grünem Kolorite prangte, kann

---

[1]) W. Ferguson, Singular Ceylonese Frogs. Ann. and Mag. Nat. 4. Ser. 1876. Vol. 18. p. 356—357.

[2]) Budgett, J. S, Notes on the Batrachians of the Paraguayan Chaco, with observations upon their breeding habits and development, especially with regard to Phyllomedusa hypochondrialis Cope. Also a description of a new genus. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XLII. p. 305.

schon nach wenigen Minuten ein leichtes Chokoladenbraun zur Schau tragen. Die Haut ist bei diesen Fröschen direkt lichtempfindlich: denn diejenigen Stellen der Körperoberfläche, die von den Schatten benachbarter Gräser bedeckt sind, bleiben dunkler, sodass die Kontouren der Blätter auf der Froschhaut geradezu abgebildet werden. Die Nahrung des Wollunnkuks besteht vornehmlich aus jungen Lokusten.

Zur Brutzeit, die bei dieser Spezies von Dezember bis Februar sich erstreckt, versammeln sich Männchen und Weibchen in grosser Anzahl an Sümpfen und Tümpeln, und hier geben beide Geschlechter ein Konzert, das hinter dem Skandal, wie er von zwölf Steinklopfern zuwege gebracht wird, nicht im mindesten zurückstehen soll. Die Eiablage spielt sich nach den Beobachtungen von Budgett folgendermassen ab. Gegen 11 Uhr abends macht sich das Weibchen, sein erkorenes Männchen auf dem Rücken tragend, auf die Suche nach einem geeigneten Blatte, worauf die Eimassen deponiert werden sollen. Nach längerem Umherklettern macht es auf einem Blatte Halt und lässt sich auf dessen Spitze nieder. Niemals ist der Abstand der zur Wiege der Brut erkorenen Blätter von der Wasseroberfläche grösser als 60 cm. Beide, Männchen und Weibchen halten nun mit ihren Hinterextremitäten die Ränder des Blattes nahe der Spitze gegeneinander, so dass ein kleiner Trichter gebildet wird. In diesen drückt das Weibchen alsbald eine Portion Eier hinein, die das Männchen sogleich befruchtet. Die Eier sind von einer Gallerte umhüllt, und diese ist klebrig genug, um die zusammengebogenen Blattränder miteinander fest zu verkitten. Nunmehr rückt das Weibchen ein Stück höher auf das Blatt hinauf, und wiederum wird, nachdem die Blattränder einander genähert sind, eine Anzahl Eier abgelegt. In dieser Thätigkeit fahren die Frösche fort, bis sie endlich am Blattgrunde angelangt sind, und die gesamte Blattfläche zum Trichter



Fig. 4.
Phyllomedusa hypochondrialis bei der Eiablage (nach Budgett).

zusammengerollt haben (Fig. 4). Die Zeit, die zur Füllung eines Blattes erforderlich ist, beträgt etwa $^{3}/_{4}$ Stunde. Ist alsdann der Eiervorrat des Weibchens noch nicht erschöpft, so begiebt sich das Pärchen auf ein benachbartes Blatt und setzt hier das Brutgeschäft fort. Im Durchschnitt werden auf jedes Blatt etwa 100 Eier abgelegt. Nur während der Eiablage umarmt das Männchen das Weibchen; sogleich nach Beendigung dieses Aktes trennen sich die beiden Geschlechter.

Aus den Eiern, deren Durchmesser 2 mm beträgt entwickelt sich im Laufe von sechs Tagen ein 9—10 mm langer Embryo, der als glashelle Quappe seine luftige Wiege verlässt. Zwischen den Nasenlöchern der jungen Larven befindet sich ein metallisch glänzender Fleck. Es ist dies offenbar eine Einrichtung, die der Saugfläche am Unterkiefer unserer heimischen Froschlarven analog ist, da, wie BUDGETT berichtet, die Quappen sich derart an der Wasseroberfläche vor Anker legen, dass dieser Stirnfleck den Wasserspiegel berührt. Bemerkenswert ist noch, dass die Blätter, auf die unsere *Phyllomedusa* ihre Laichmassen abgelegt hat, nicht immer genau über einer Wasserfläche sich befinden; vielmehr kann der Fusspunkt des Lotes, das sich von dem Gelege auf die Erdoberfläche fällen lässt, bis 5 cm vom Rande des Wassers entfernt sein; alsdann fallen die Kaulquappen auf den Erdboden herab und gelangen entweder aktiv durch geeignete Springbewegungen oder passiv durch Regenschauer ins feuchte Element.

Auch von den Larven der *Phyllomedusa hypochondrialis* konnte BUDGETT feststellen, dass sie sofort eingehen, wenn sie vorzeitig ins Wasser ausgesetzt werden.

Ein Rückblick auf die bisher beschriebenen Fälle von Brutpflege zeigt, dass fast alle Möglichkeiten, durch die der Laich und die jungen Larven den Angriffen ihrer Feinde entzogen werden, erschöpft sind: *Hyla faber* erbaut im Wasser seine Ringwälle. Eine Reihe anderer Anuren birgt den Laich in Gruben an der Erdoberfläche, *Rhacophorus schlegeli* wählt sogar unterirdische Höhlungen als Laichplatz; endlich fehlt es nicht an Formen, die ihre Eimassen in der Luft an Baumblättern absetzen. Eine Möglichkeit nur ist uns bislang noch nicht begegnet: sie besteht darin, dass die Tiere den Laich am eigenen Körper tragen, um ihm Schutz im aktiven

Daseinskampfe zu gewähren. Aber auch diesen Weg hat die Natur nicht unbetreten gelassen.

Zunächst ist es einer unserer europäischen Anuren, der für diese Methode der Brutpflege ein treffliches Beispiel bietet, nämlich die Geburtshelferkröte oder der Fessler (*Alytes obstetricans*) ein in Frankreich, in der Schweiz und in Westdeutschland heimischer Discoglosside (Scheibenzüngler),[1]) dessen interessantes Fortpflanzungsgeschäft schon im Jahre 1741 den französischen Gelehrten Demours[2]) beschäftigt hat. Seither haben verschiedene Forscher eingehende Beobachtungen an diesem Batrachier angestellt, ohne dass jedoch ihre Berichte in allen Punkten übereinstimmen.

Sicher erscheint nach den Forschungen von De l'Isle,[3]) dass die Legezeit der Geburtshelferkröte nahezu sechs Monate dauert; sie beginnt im März und endet vielfach erst im August. Durchschnittlich giebt das Weibchen alljährlich vier Sätze von Eiern von sich, so dass man bei einem Individuum das soeben von seiner ersten Laichmasse entbunden worden ist, meist noch zwei nahezu reife Sätze von Eiern vorfindet sowie eine vierte, noch in Entwicklung begriffene Masse. Indessen können Klima oder die Ernährungsverhältnisse sowie das Alter des Weibchens die Anzahl der Eiersätze vermindern. Die erste Laichmasse wird bereits im März abgelegt, ihr folgen die zweite und dritte nach kurzer Zeit, so dass im Mai nur noch der letzte Satz im Innern des Weibchens zu finden ist. Die Membran[4]) der einzelnen Eier ist ursprünglich ausserordentlich dünn; erst beim Durchgange durch den Eileiter erhält das Ei eine resistentere Hülle. Hier nämlich wird es mit einem klebrigen, flüssigen Stoffe umkleidet, der an der Luft erstarrt und alsdann eine Hohlkugel bildet, innerhalb deren das

[1]) Im Laufe des letzten Sommers habe ich dieses Tier in Frauensee (südlich von Eisenach, nördlich von Salzungen) in grösserer Anzahl nachweisen können. (Brandes.) Auch Wolterstorff hat die Spezies hier schon früher gesammelt.

[2]) Demours, Crapaud mâle accoucheur de la Fémelle Mém. Acad. Sc. Paras 1741. p. 28.

[3]) De l'Isle, Moeurs et accouchement de *l'Alytes obstetricans*. Ann. Sc. Nat. T. 3. 1876.

[4]) Vgl. C. Vogt, Ueber *Alytes obstetricans*. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte. Mit 3 lithographierten Tafeln. Solothurn 1842.

Ei frei beweglich ist. Dieselbe kautschukartige Substanz bildet auch einen Strang, der von Ei zu Eie sich erstreckt. In dieser Weise sind immer 18 bis 54 Eier, wie die Perlen an einer Kette, aneinander gereiht. Die Distanz, die zwischen je zwei benachbarten Eiern sich einschiebt ist ziemlich beträchtlich, sie beträgt seltener nur 2,5 cm, meist aber 4—7 cm. Aehnliche Eischnüre kommen auch zahlreichen Kröten zu, nur lagern hier die einzelnen Eier sehr nahe beieinander, und die verbindenden Stränge sind nicht kautschukartig sondern gallertig wie die Hülle der Froscheier. Zu jedem Eiersatze der Geburtshelferkröte gehören stets zwei Eischnüre, die beide zusammen 65—102 Eier enthalten. Die Länge eines einzelnen Eierstranges schwankt zwischen 0,8 und 1,7 m. Der Durchmesser eines Eies beträgt 0,7—1,4 mm.

Die Begattung erfolgt bei der Geburtshelferkröte auf dem Lande. Während der Legezeit findet zwischen den Männchen häufig ein heftiger Streit um ein und dasselbe Weibchen statt. Wer als Sieger aus diesem Kampfe hervorgeht, besteigt das Weibchen und führt an dessen hinterem Körperende mittelst der Hinterbeine rasche, reibende Bewegungen aus, wobei häufig die Daumenzehen in das Innere der Kloake eindringen. Nachdem dieses Spiel etwa eine halbe Stunde angedauert hat, presst plötzlich das Männchen den Leib des Weibchens heftig zusammen und drückt zwei der beschriebenen Eischnüre hervor, die es alsbald durch geeignete Bewegungen der Hintergliedmassen immer weiter heraushaspelt und sich nach Erledigung des Befruchtungsaktes um die Hinterbeine in der Gegend über dem Knie herumwickelt, so dass der Laich ein dickes Packet um und zwischen den Schenkeln bildet. Solange nun der Hüllstoff der Eier noch weich ist, gelingt es den Männchen, die mit so rührendem Eifer hier die Brutpflege übernehmen, die Eimassen noch wieder abzustreifen; und dies geschieht auch zumeist, sobald die Tiere beunruhigt werden. Wenn aber jener kautschukartige Hüllstoff erhärtet ist, ist die Abstreifung des Laiches ganz unmöglich. Die Schnur sitzt alsdann so fest, dass tiefe Striemen in die Schenkel der Frösche eingeschnitten werden. Im Innern der Laichmasse fand C. Vogt stets Erdteilchen, ein sicherer Beweis, dass die Begattung auf dem Lande vor sich geht.

Ueber die ferneren Schicksale der eibeladenen Männchen gehen

nun die Angaben der Autoren stark auseinander. Vogt berichtet, die Tiere vergrüben sich in feuchtem Mergel und verharrten hier etwa einen Monat lang ohne Nahrung. Nach l'Isle hingegen bewegen sich die Geschöpfe ganz unbehindert an der Erdoberfläche, ja l'Isle beobachtete sogar, dass schon mit den Eiern belastete Männchen auch noch die Entbindung eines zweiten, ja eines dritten Weibchens vollzogen, und deren Laichmassen sich ebenfalls aufbürdeten.

Die Schnelligkeit, mit der die Embryonen sich entwickeln, ist in hohem Masse verschieden je nach den meteorologischen Verhältnissen und dem Aufenthaltsorte der Männchen. So konnte C. Vogt eine auffällig langsame Entwicklung konstatieren. Erst nach 40—48 Stunden konnte er das Auftreten der ersten Medianfurche feststellen, und nach 4 Tagen war seinen Beobachtungen nach erst die Furchenbildung vollendet. Die Zeitdauer, die bis zum Durchbrechen der Embryonen verstrich, belief sich auf nahezu einen Monat. Vogt giebt der im Frühjahre noch sehr niedrigen Temperatur des Mergels, in den ja nach seinen Angaben die Männchen sich eingraben, Schuld an dieser langen Entwicklungsdauer. Im Gegensatze zu diesen Beobachtungen berichtet Agassiz, dass er bereits am dritten Tage an dem Embryo Kopf, Rumpf und Schwanz habe deutlich unterscheiden können. Auch sah er zu dieser Zeit schon den Herzschlag, die Hebungen der Kiemen u. s. w.

Haben nach längerer oder kürzerer Zeit (11—30 Tagen) die Embryonen das richtige Reifestadium erreicht, so begiebt sich der Vater mit seiner Last in das Wasser; hier verlassen die jungen Larven sogleich ihre Eihüllen und schwimmen als Kaulquappen munter umher. Der Vater ist nun aller Pflichten ledig; er streift im Wasser noch die Eischnüre von den Hinterbeinen und kehrt auf das Land zurück, ohne sich je wieder um seine Nachkommenschaft zu kümmern.

Das Prinzip, das der Brutpflege der Geburtshelferkröte innewohnt ist wie in allen bisher besprochenen Fällen das folgende: Die Embryonen sollen während ihres zartesten Kindesalters vor Gefahren, denen sie im offenen Wasser der Tümpel ausgesetzt wären, bewahrt bleiben und erst, wenn sie eine gewisse Reife und damit auch eine grössere Widerstandsfähigkeit erreicht haben, gelangen sie ins freie Wasser.

Aehnliche Verhältnisse wie bei *Alytes* darf man wohl auch für

eine bisher unbeschriebene, madagassische Froschart der Gattung *Rappia* annehmen. Nach einer brieflichen Mitteilung von Prof. BOETTGER befindet sich im Senckenbergischen Museum ein Exemplar dieser Spezies, das um die Vorderextremitäten Eischnüre gewickelt trägt. Ob das vorliegende Individuum männlichen oder weiblichen Geschlechtes ist, wurde nicht ermittelt.

Ein dritter Frosch, der seinen Laich zum Schutze vor gefrässigen Räubern am eigenen Körper mit sich trägt, ist der auf Ceylon heimische *Rhacophorus reticulatus,*[1]) (= *Polypedatus ret.*) der eine Länge von etwa 5 cm erreicht. Auf dem Bauche eines weiblichen Exemplares fand GÜNTHER 20 Eier von der Grösse eines Hanfkornes. In Spiritus lösten sich die Eier von dem Tierkörper los, blieben aber aneinander kleben und bildeten so eine zusammenhängende Scheibe. Nach Ablösung des Laiches zeigte es sich, dass die Eier auf der Bauchseite des Tieres nur sehr schwache Eindrücke hervorgerufen hatten. Im übrigen erwies sich die Haut als so wenig verändert, dass nicht einmal ihre Granulation verwischt war. Unser Autor ist im Zweifel darüber, ob das Tier mit seiner Bürde innerhalb oder ausserhalb des Wassers gelebt habe. Uns scheint die letztere der beiden Möglichkeiten die wahrscheinlichere zu sein. Sicherlich aber deuten die geringe Grösse und der lockere Zusammenhang der Eier mit dem Muttertiere darauf hin, dass die Larven früher oder später sich selbst überlassen werden. Offenbar nur während ihrer ersten Entwicklungszeit, wo sie den von allen Seiten drohenden Gefahren am leichtesten unterliegen können, verharren die Embryonen am Körper des Muttertieres. Es reiht sich demnach dieser Fall eng an die Brutpflege der Geburtshelferkröte an.

Die weitest gehende Brutpflege zum Schutze der Larven im aktiven Daseinskampfe finden wir endlich bei der bekannten Wabenkröte (*Pipa americana* = *Asterodactylus pipa* = *Pipa dorsigera*). Dieses überaus hässliche Geschöpf, das zur Familie der Zungenlosen (Aglossen) zählt, ist in Surimam heimisch und wurde im Jahre 1705 zuerst von SIBILLE VON MERIAN beschrieben. Seit dieser Zeit ist der

[1]) ALB. GÜNTHER, Notes on the mode of Propagation of some Ceylonese Tree-Frogs, with Description of two new Spezies. Ann. and Mag. Nat. Hist. 4. Ser. 1876. Vol. 17. p. 377—380. Pl. XX, fig. 6.

interessante Batrachier Gegenstand einer ganzen Reihe von wissenschaftlichen Mitteilungen gewesen, ohne dass jedoch seine Lebensgeschichte bis in alle Einzelheiten mit wünschenswerter Sicherheit bekannt geworden ist.

Während SCHOMBURGK von der *Pipa* berichtet hat, sie käme häufig an der Küste vor, besonders aber in den Abzugsgräben der Plantagen, erzählen andere Reisende, sie hielte sich in düsteren Waldsümpfen auf und krieche auf deren Boden langsam umher, nicht, ohne dabei einen schwefligen Geruch zu verbreiten (nach BREHM). Einen exakteren Bericht über die Lebensweise der *Pipa* verdanken wir A. v. KLINCKOWSTRÖM. Er giebt an, dass die Tiere während der Trockenzeit in den beinahe eingetrockneten Pfützen sich aufhalten und dort mühelos eingefangen werden können. Wenn aber die Regenzeit beginnt und mit ihren ungeheueren Wolkenbrüchen Wald und Flur metertief unter Wasser setzt, dann ist es den Wabenkröten möglich, immer im Wasser befindlich frei im Walde umherzuschwärmen. In die Regenzeit fällt auch die Laichzeit der Weibchen. Endlich bestätigen auch die Beobachtungen, die SCLATER[1]) an einigen in einem Wasserbassin des Londoner zoologischen Gartens gehaltenen Exemplaren angestellt hat, dass die Wabenkröte ein ausschliesslich wasserlebiges Geschöpf ist, und niemals freiwillig ans Land geht. Bei einer Temperatur von 21° Cels. befanden sich die Tiere sehr wohl und verliessen niemals ihr Bassin.

An eben jenen Exemplaren im Londoner Reptil-house gelang es auch die Kopula der beiden Geschlechter sowie die Eiablage zu beobachten. FERMIN hat im Jahre 1765 über diese Dinge etwa folgenden Bericht gegeben: Das Weibchen lege die Eier in den Sand; hierauf eile das Männchen herbei, um den Laich mit den Hinterextremitäten zu ergreifen und ihn auf den Rücken des Weibchens zu praktizieren. Nunmehr lege sich das Männchen mit seinem Rücken auf den des Weibchens und wälze sich zu wiederholten Malen darauf herum. Dann erst erfolge die Befruchtung der Eier. Nach anderen Beobachtern soll die Befruchtung im Wasser erfolgen und nach Vollendung dieses

[1]) SCLATER, P. L., Note on the Breeding of the Surinam Water-Toad (*Pipa surinamensis*) in the Society's Reptil-House. Proceed. of the Zool. Soc. of London. 1895. p. 86.

Aktes soll das Männchen die hervortretenden Eier dem Weibchen auf den Rücken streichen.

Neuerdings hat BARTLETT[1] die Eiablage der *Pipa* in ganzer Klarheit beobachtet. Gegen Ende April 1896 zeigten sich die männlichen Wabenkröten im Londoner zoologischen Garten plötzlich ausserordentlich lebhaft, indem sie unausgesetzt ihre metallisch klingende Stimme ertönen liessen. Bei genauerem Zusehen entdeckte man denn eines Tages zwei Pärchen in Kopula, die ähnlich wie bei den heimischen Fröschen vor sich ging. Nur umfasste das Männchen das Weibchen mehr am hinteren Körperende (Fig. 5); ganz ähnlich wie bei der Kopula der Knoblauchkröte. Am nächsten Morgen hatten sich die Geschlechter noch nicht getrennt; dagegen war die Kloake des Weibchens ein beträchtliches Stück nach aussen getreten. Diese Ausstülpung gewährte den Anblick einer Blase, die unter dem Bauche des Männchens und über dem Rücken des Weibchens lagerte. Das Männchen war nun sehr geschäftig, jene Blase fortwährend hin und her zu wenden und durch heftiges Drücken ein Ei nach dem anderen hervorzupressen. Auf diese Weise werden die Eier in ziemlich regelmässigen Abständen auf dem Rücken des Weibchens verteilt. Nach der Eiablage trennten sich die Geschlechter und die Ausstülpung der weiblichen Kloake trat bei dem einen Individuum wieder zurück.



Fig. 5.
Kopula der *Pipa americana*.
Nach BARTLETT.

Bei dem anderen Weibchen, das sogleich verendete, verharrte die Kloake in ihrem ausgestülpten Zustande (Fig. 6). Die Sektion ergab, dass das Tier noch zahlreiche Eier in seinem Innern enthielt. Nach diesen Beobachtungen BARTLETT's hat es den Anschein, als sei

[1]) BARTLETT, A. D., Notes on the Breeding of the Surinam Water-Toad (*Pipa americana*) in the Society's Gardens. Proc. Zool. Soc. London 1896. p. 595 bis 597. Mit 2 Figuren.

die Eibefruchtung bei der *Pipa* eine innerliche, bei der die erweiterte Kloake des Weibchens augenscheinlich die Rolle eines Samenreservoirs versieht.

Die Anzahl der Eier, die auf dem geschilderten Wege auf den Rücken des Weibchens gelangen, schwankt zwischen 40 und 114. Sie sind ausserordentlich reich an Dotter: beträgt doch der Durchmesser des Dotters 6—7 mm. Offenbar infolge des Reizes, den der Laich auf das Epithel der kissenartig anschwellenden weiblichen Rückenhaut ausübt, kommt es auf der letzteren zur Ausbildung zahlreicher 10 — 15 mm tiefer Einstülpungen, die dem Rücken ein wabenartiges Aussehen verleihen. In jedem dieser zellenartigen Behälter, die als Bruträume fungieren, lagert ein Ei. Die Trennungswände (Fig. 7 *c*) der einzelnen Zellen sind überaus gefässreich. Ihre Dicke beträgt im allgemeinen 0,5—5 mm, doch sind sie häufig auch geradezu papierdünn. Der Teil der Trennungswände, der an der Rückenoberfläche liegt, ist mit kleinen, stachelartige Verlängerungen tragenden Papillen (Fig. 7 *b*) besetzt. Im Innern ist jede Zelle mit einem Pflasterepithel ausgekleidet, das wahrscheinlich zur Ernährung des heranwachsenden Embryos eine dünne gallertige Eiweissschicht aussondert. In dieser Gallerthülle ruht das sich entwickelnde Ei. Nach oben ist jeder Brutraum mit einem im Durchmesser 5—6 mm fassenden dunkel gefärbten Deckelchen (Fig. 7 *a*) verschlossen.



Fig. 6.
Weibliche *Pipa americana* unmittelbar nach der Eiablage mit der als Legeröhre funktionierenden vorgestülpten Kloake (nach Bartlett).

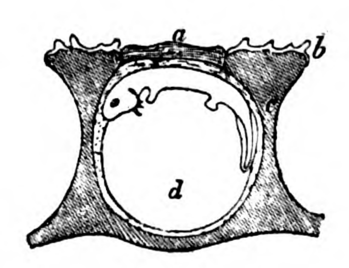


Fig. 7.
Wabe von *Pipa americana* im Durchschnitt (nach Wyman).
a Wabendeckel, *b* Papillen, *c* Trennungswand, *d* Dotter des Embryos.

Diese eigenartigen Bruträume hat

LEYDIG[1]) als umgeformte und stark erweiterte Hautdrüsen angesprochen, deren Sekret an der Ausmündung erhärte und so das Deckelchen der Zelle liefere. Nach den Untersuchungen von A. v. KLINCKOWSTRÖM[2]) jedoch ist es sicher, dass die Brutzellen als einfache Einstülpungen, also als Neubildungen aufzufassen sind, eine Ansicht, die bei der für *Pipa* charakteristischen auffallenden Drüsenarmut der Haut entschieden das Richtige trifft. Seiner Auffassung getreu kann KLINCKOWSTRÖM natürlich nicht das Deckelchen als erhärtetes Drüsensekret deuten, vielmehr leitet er die feingestreifte, horn- oder chitinartige Substanz dieses Gebildes hypothetisch von der Eihülle ab. Für diese Deutung spricht vor allem die Thatsache, dass das Deckelchen nirgends in irgend welcher Kontinuität mit der Haut steht.

In den geschilderten Zellen, machen nun die Larven, ohne jemals frei ins Wasser zu gelangen, ihre gesamte Entwicklung bis zur jungen Kröte durch. Es ist also der Rücken der weiblichen Wabenkröte gleichsam ein an der Aussenseite des Körpers befindlicher Uterus. Die Zeitdauer, die jene Metamorphose in Anspruch nimmt, beträgt nach der Angabe von FERMIN etwa 82 Tage. Ob man freilich diesem Berichte völlig trauen darf, erscheint uns nicht ganz zweifellos; soviel indessen ist sicher, dass die Entwicklung der jungen Wabenkröten ziemlich lange sich hinzieht. SCLATER beobachtete nämlich am 1. Dez. 1894 die Kopula eines *Pipa*-Pärchens; 24 Stunden hierauf war der Rücken des Weibchens mit etwa 70 Eiern bedeckt. Keines dieser Eier erreichte zwar das Ziel seiner Entwicklung; das letzte fiel am 3. Jan. 1895 viel zu früh aus seinem Brutraume heraus. Eine nähere Schilderung dieses Embryos ist leider unterblieben; SCLATER bemerkt nur, dass die Schläge des Herzens deutlich wahrnehmbar gewesen seien. Jedenfalls aber geht aus den angeführten Daten hervor, dass die Entwicklung des Eies bis zur Miniatur-Wabenkröte wohl einen ganz ansehnlichen Zeitraum in Anspruch nimmt.

Auf dem Entwicklungswege der *Pipa*-Eier sind uns durch die

---

[1]) LEYDIG, F., Bruträume der Wabenkröte, *Pipa dorsigera*. Zool. Anzeig. Bd. 19. 1896. p. 49.

[2]) A. v. KLINCKOWSTRÖM, Zur Anatomie der *Pipa americana*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. Bd. 7. 1894.

Untersuchungen von J. WYMAN[1]) drei Stadien bekannt geworden. Unsere Fig. 7 zeigt den Embryo am Ende der ersten Entwicklungsperiode im Profil und Fig. 8 in Aufsicht, der spinale Zentralkanal ist bereits geschlossen; die Hirnblasen sind deutlich sichtbar, ebenso die pigmentierten Augen. Drei äussere Kiemenpaare sind gut entwickelt. Ein Schwanz ist wie bei den Larven anderer Anuren vorhanden. Selbst die vier Extremitäten sind durch knollenförmige Anschwellungen bereits

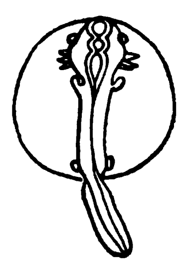


Fig. 8.
Embryo von *Pipa americana* im ersten Entwicklungsstadium. Von oben gesehen (nach WYMAN).

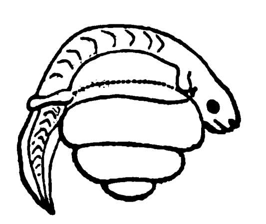


Fig. 9.
Embryo von *Pipa americana* im zweiten Entwicklungsstadium. Im Profil gesehen (nach WYMAN).

angedeutet. Die Vorderbeine stellen birnförmige Massen dar; ellipsoidisch erscheinen die Hinterextremitäten, die angeblich mit den die Chorda umlagernden Gewebeteilen keine Verbindung haben, sondern ein selbständiges Wachstumszentrum besitzen. Die Bauchplatten beginnen sich auf der Oberfläche des Dotters auszubreiten.

Während des zweiten Entwicklungsstadiums (Fig. 9) verschwinden die äusseren Kiemen. Jederseits am Kopfe bildet sich eine äussere Kiemenöffnung, die zu einer Reihe gefranster innerer Kiemenbögen den Zutritt gewährt; auch die Nasenlöcher werden sichtbar. Die Extremitäten sind jetzt mit den Gewebsmassen des Rumpfes verbunden und erinnern mit ihren kolbig verdickten Ende etwa an einen Trommelschlägel. Daneben schreitet die Entwicklung der Bauchplatten rasch vorwärts, sodass der Dotter bald ganz mit einer dünnen Membran überzogen ist.

---

[1]) WYMAN, JEFFRIES, Observations on the Development of the „Surinam-Toad“ (*Pipa americana*). Americ. Journ. of Sc. and Arts 2nd Ser. 1854. Vol. 17, p. 369—374. 5 fig.

Auffällig ist an dem Dotter eine spirale Windung, die wahrscheinlich infolge von Drehungen des Embryos zu stande kommt und wohl als Ausdruck des späteren Spiraldarms anzusehen ist.

Im dritten Stadium (Fig. 10) endlich entfernen sich die Embryonen immer mehr von ihrem larvalen Charakter. Die Hautskulptur entwickelt sich allmählich; der Darm wächst in die Länge, der Mund ist nicht mehr endständig, wie bisher, sondern bauchständig (Fig. 10 *b*). Die Beine sind völlig entwickelt und lassen Finger und Zehen deutlich erkennen. Schliesslich wird der Deckel des Brutraumes gesprengt, und die jungen Tiere strecken Kopf und Vordergliedmassen oder auch die hinteren Extremitäten aus ihren Zellen heraus. Den Rücken der Mutter verlassen sie jedoch erst später und bevölkern dann als schwanzlose Geschöpfe die Tümpel.

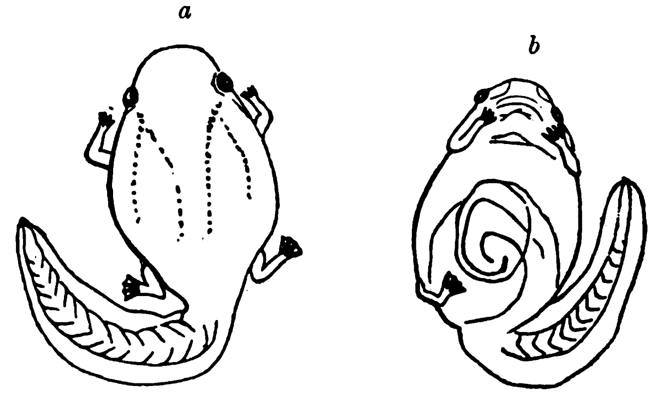


Fig. 10.
Embryo von *Pipa americana* im dritten Entwicklungstadium (nach WYMAN).
a von oben, *b* von unten.

An diesem Entwicklungsgange der *Pipa*, der übrigens noch in manchen Punkten einer genaueren Untersuchung bedarf, ist als merkwürdig hervorzuheben, dass die Eier gleichsam ein Wachstum erfahren. Auf dem ersten Stadium wiegt nach WYMAN das Ei mit dem Embryo 2,95 gr, auf dem dritten Stadium dagegen 3,37 gr. Es beweist diese Thatsache, dass den Embryonen von seiten der Mutter ausser Sauerstoffe wohl auch diffundierbare Nährstoffe zugeführt werden. Vielleicht liefert jene eiweissartige Substanz, die die Innenwände der Brutzellen

überzieht, das Material zum Aufbaue der Larven. Es erinnert dieses Wachstum der *Pipa*-Eier an analoge Verhältnisse des *Echidna*-Eies.

Als Organ, das den vom Muttertiere gelieferten Sauerstoff sowie eventuell die Nährstoffe auf osmotischem Wege dem Embryo zuführt, kann man vielleicht den wohlentwickelten, ja selbst mit Muskulatur versehenen Schwanz der Larven ansprechen, der, wie Fig. 10 zeigt, seitlich umgebogen und von der gefässreichen Wandung der Brutzelle nur durch die dünne Eiweissschicht getrennt ist. Auffallend muss es erscheinen, dass dieser Schwanz, der niemals in seine eigentliche Funktion als Bewegungsorgan eintritt, so gar keine Spur einer Degeneration aufweist. Diese Thatsache legt den Gedanken nahe, es habe hier vielleicht ein Funktionswechsel stattgefunden in der Art, dass der Schwanz das Aufnahmeorgan für die von dem Muttertiere dargebotenen Nährstoffe repräsentiert, dass er also gleichsam die Funktion einer Allantois übernommen hat.

II.

Die eigenartigen klimatischen Verhältnisse der Tropenländer repräsentieren eine zweite Reihe von Einflüssen, denen die Brutpflege der Anuren notwendiger Weise sich hat anpassen müssen. In erster Linie ist es der Mangel an Wasser überhaupt oder der Mangel an geeignetem Wasser, der die bei unseren heimischen Fröschen übliche sorglose Behandlung des Laiches nicht zulässt, und der zur Entstehung mannigfacher Formen von Brutpflege die Veranlassung geworden ist. In Gegenden mit subtropischem Klima, wo auf eine lange Trockenzeit eine Regenzeit folgt, sind die Anuren zur Erledigung ihres Brutgeschäftes ausschliesslich auf die Periode der reicheren Niederschläge beschränkt. Allein auch diese Zeit bietet ihnen keineswegs immer günstige Gelegenheiten zur Ablage des Laiches. Durch die tagtäglich niedergehenden ungeheueren Wolkenbrüche sind Wald und Flur oft meterhoch mit Wasser überdeckt. In diese Fluten die Eier abzusetzen, wird in den meisten Fällen höchst unvorteilhaft für deren Entwicklung sein. An Zweigen und Gestrüpp könnten die Laichmassen nur zu leicht hängen bleiben, oder sie könnten beim Abfliessen des Wassers an Lokalitäten gespült werden, wo sie einem sicheren Verderben nicht entgehen würden: kurz diese sintflutartigen Ueberschwemmungen, wie sie manche subtropische Gegenden während der Regenzeit alljährlich erleben, sind für das Brutgeschäft der dort heimischen Frösche im höchsten Masse ungeeignet. In anderen Gegenden aber fehlt es sogar während der Regenzeit an genügenden Wassermengen: so verhält es sich z. B. in manchen Gebirgsgegenden von West-Brasilien, wo die bei Regenfall sich bildenden Pfützen in kürzester Frist wieder ausgetrocknet sind. Anderwärts ist es wieder die eigenartige Beschaffenheit des Bodens, die die Entstehung von Wasser-

ansammlungen geradezu unmöglich macht. In solchen Fällen ist das Erdreich mit einer dicken Humusschicht überzogen, die wie ein Schwamm jede Feuchtigkeit aufsaugt, so dass selbst nach den gewaltigsten Regengüssen keinerlei stehende Gewässer sich bilden. Unerwähnt bleiben darf auch nicht, dass die riesenhafte Vegetationsfülle des tropischen Urwaldes unausgesetzt ganz kolossale Wassermassen zur Verdunstung bringt, sodass wohl selbst die mächtigen Zenithalregen des Kalmengürtels vielfach gerade ausreichen mögen, das Wasserbedürfnis der Flora zu befriedigen, ohne dass für die Entstehung von Teichen und Tümpeln ein genügender Rest verbleibt.

In jenen Fällen, wo wenigstens während einiger Tage kleinere Wasserbecken den Fröschen für das Brutgeschäft zur Verfügung stehen, hat die Natur zur Rettung der Brut vor dem Tode des Vertrocknens einen relativ einfachen Weg beschritten, der den Eltern keinerlei Pflichten aufbürdet. Er besteht in einem auffallend raschen Verlaufe der Metamorphose, so dass schon kurze Frist nach der Eiablage die jungen Frösche ans Land steigen. Freilich ist das Ziel, das dieser beschleunigte Entwicklungsgang erreicht, keineswegs gleichwertig mit jenem, an das eine reguläre, länger dauernde Metamorphose gelangt.

Hier haben wir, da weder die Embryonen vom Muttertiere grössere Dottermengen als Nahrung mitbekommen, noch die Quappen Zeit haben durch reichliche Nahrungsaufnahme ihr Körpervolum wesentlich zu vergrössern, winzige Fröschchen, die gleichsam in Miniaturausgaben das Land betreten, während die normale Metamorphose bereits ansehnliche Frösche liefert. Sicherlich werden die Scharen jener zwerghaften Individuen durch die mannigfachen Gefahren des Landlebens stark dezimiert werden; aber es ist dies für die Erhaltung der Art immer noch vorteilhafter, als wenn die gesamte Nachkommenschaft im hilflosen Kaulquappenstadium nach Austrocknung ihres Wohngewässers elend umkommt.

Eine derartige Beschleunigung der Metamorphose ist nach FISCHER-SIGWART[1]) auch an unserem Laubfrosche (*Hyla arborea*) häufig zu beobachten, wenn der Laich in austrocknenden Pfützen sich entwickelt.

---

[1]) FISCHER-SIGWART, Biologische Beobachtungen an unseren Amphibien. II. Vierteljahrsschrift der Nat. Ges. Zürich. Jahrg. 63. 1898. p. 279—316.

Ganz ähnliches berichtet ferner COPE[1]) von einer im westlichen Nord-Amerika heimischen *Spea*-Art (*Sp. hammondii?*), die ihren sehr rasch sich entwickelnden Laich in Regenpfützen absetzt. Ein Gleiches vermutet COPE von *Lythodites latrans,* einem Frosche, der sich in Kalksteinschluchten in West-Texas aufhält. Neuerdings berichtet sodann BUDGETT in der oben zitierten Arbeit, *Phryniscus nigricans,* der der Fauna von Paraguay angehört, lege seine Eier in rasch austrocknende Regenlachen ab. Eier wie Quappen sind denen von *Rana* ausserordentlich ähnlich; nur geht die Entwicklung so rapid vor sich, dass bereits 24 Stunden nach dem Beginn der Furchung die jungen Larven ausschlüpfen. Analog liegen die Verhältnisse bei der ebenfalls in Paraguay heimischen *Paludicola fusco-maculata.* Im Januar werden die Laichmassen dieser Spezies in kleinen Tümpeln abgelegt, wo sie an der Oberfläche flottieren. Ihr Durchmesser beträgt 1 mm, ihre Dottermasse ist gering. 18—24 Stunden nach dem Eintreten der Furchung wird die junge Quappe frei. Die nun folgende Metamorphose verläuft nach BUDGETT so rasch, dass einzelne Entwicklungsstadien geradezu überstürzt sind.

Während in den zuletzt gebotenen Beispielen eine Pflege der Brut von seiten der Eltern völlig unterbleibt, finden wir bei dem Paraguayschen *Engystoma ovale,* das die Eingeborenen „Po-it" nennen, noch ein Suchen der Weibchen nach besonders geeigneten Plätzen zur Ablage der Eier. Sie bringen nämlich ihren Laich in feuchten Erdlöchern zwischen gefallenen Baumstämmen unter, und zwar wählen sie stets solche Lokalitäten aus, wo das Wasser der Regengüsse sich leicht sammeln kann, sodass den Larven immer eine genügende Feuchtigkeitsmenge zur Verfügung steht. Lange Zeit vermögen die Quappen innerhalb einer ganz geringen Wassermasse zu verharren, ohne an Grösse zuzunehmen; werden sie aber in einen Teich übergeführt, so wachsen sie überaus schnell heran und steigen in Kürze ans Land. Diese Brutpflege erinnert einigermassen an jene Methode, die *Leptodactylus mystacinus* (p. [406] 12) zum Schutze seines Laiches anwendet.

Die Fälle von Brutpflege, die im folgenden als Anpassungen an

[1]) COPE, E. D., Batrachia. Standard Nat. Hist. Vol. 3. p. 322.

gewisse Bedingungen des passiven Daseinskampfes betrachtet werden sollen, lassen sich auf zwei grosse Gruppen verteilen. Erstlich nämlich giebt es eine Reihe von Formen, wo die Quappen längere oder kürzere Zeit frei leben und durch selbständige Nahrungsaufnahme heranwachsen. In diesem Falle ist es natürlich nicht nötig, dass der Umfang der Dottermasse, die jedes Ei gleichsam als Mitgift vom Muttertiere erhält, über ein gewisses beschränktes Mass hinausgeht, so dass auch das Volumen des gesamten Eies niemals grössere Dimensionen annimmt. Anders bei der zweiten Gruppe. Hier gelangen die Larven niemals ins Wasser und nehmen niemals selbständig Nahrung auf, vielmehr zehren sie von den umfangreichen Dottermassen oder von Stoffen, die ihnen vom elterlichen Körper zugeführt werden. In allen zu dieser zweiten Gruppe gehörenden Fällen sind demzufolge die Eier relativ gross.

Zu unserer ersten Gruppe gehört zunächst eine Reihe von Fröschen, die ihre Quappen zeitweise auf dem Rücken tragen. Weit verbreitet ist diese Art der Brutpflege in dem Genus *Dendrobates*. Die Nomenklatur dieser Gattung scheint jedoch nicht ganz sicher zu sein, sodass man häufig im Zweifel ist, auf welche Spezies sich die Angaben der Autoren beziehen mögen. Die älteste Beobachtung in dieser Richtung hat wohl J. WYMAN[1]) gemacht. Er beobachtete im Mai 1857 in Holländisch-Guyana am oberen Surinamflusse in einiger Entfernung vom Wasser mehrfach eine Froschspezies, die er als *Hylodes lineatus* Schneid. bezeichnet, die aber wohl richtiger zur Gattung *Dendrobates* zu stellen ist. Die Tiere waren dadurch besonders interessant, dass sie auf dem Rücken 10—12 Quappen trugen. Zwischen den vom Regen nassen Büschen und Gräsern bewegten sie sich lebhaft umher. Nur bei derartiger feuchter Witterung kommen diese Frösche, die nach Aussage der Kolonisten ihre Eier ins Wasser ablegen, mit ihren Larven hervor, bei Dürre sind sie niemals zu sehen. An einem von WYMAN erbeuteten Exemplare, das noch heute im Museum für vergleichende Anatomie zu Cambridge aufbewahrt wird, blieben selbst in Spiritus die Kaulquappen am Rücken haften. Unsere Fig. 11 ist eine Kopie des von WYMAN gegebenen Bildes. Die Larven besitzen nach WYMAN's Schilderung

[1]) J. WYMAN, On some unusual modes of Gestation. The Americ. Journ. of Sc. and arts. 2nd Ser. Vol. 27. 1859. p. 5. Fig. 1.

eine Länge von 19 mm, sie entbehren noch der Beine; nur bei einem einzigen Individuum fanden sich die Extremitäten durch eine kleine Papille angedeutet. Ein besonderes Haftorgan fehlt den Tieren; die Adhäsion geschieht einfach durch den Mund: daher haben alle Quappen ihren Mund in Berührung mit der Haut des elterlichen Tieres oder mit der eines Geschwisters. Unterstützt wird die Adhäsion offenbar durch die Klebrigkeit des schleimigen Hautsekretes. Aeussere Kiemen waren nicht vorhanden, wohl aber jederseits drei Paar innere. Die Entwicklung der Lungen hatte bereits begonnen: als schlanke, konische, für die Luftathmung freilich noch nicht brauchbare Zellmassen waren sie deutlich sichtbar. Der Darm erwies sich als kürzer und weniger spiralig als bei unseren heimischen Quappen, hinter der Leber lagerten in ihm zahlreiche Dotterzellen. Ueber die Art und Weise der Ernährung nach Verbrauch der gesamten Dottermasse kann sich WYMAN keine Rechenschaft geben; er fragt: können die Quappen auch ohne Extremitäten den elterlichen Rücken verlassen, um selbständig sich Nahrung zu suchen, oder nähren sie sich von dem Hautsekrete der Eltern?



Fig. 11.
Dendrobates sp.? mit Quappen auf dem Rücken (nach WYMAN).

Die Antwort auf diese Fragen liefern die Angaben von KAPPLER[1]) und KLUNZINGER[2]) über *Dendrobates trivittatus* Spix, sowie eigene anatomische Untersuchungen, die wir Dank der Liebenswürdigkeit der Verwaltung des Stuttgarter Naturalien Kabinettes an dem von KAPPLER gesammelten Materiale vornehmen konnten.

Die biologischen Mitteilungen, die wir den genannten beiden Autoren verdanken, besagen etwa folgendes. *Dendrobates trivittatus* ist in Surinam an feuchten Stellen des Hochwaldes heimisch. Die Färbung der Unterseite ist weisslich grün, die der Oberseite dunkelgrün; auf beiden Seiten des Körpers erstreckt sich bis vor an die

[1]) AUG. KAPPLER, Die Tierwelt im Holländischen Guyana. Das Ausland. Jg. 1885. Nr. 27—47. p. 858.

[2]) C. B. KLUNZINGER, Ueber Brutpflege bei Reptilien und Lurchen. Humboldt. August 1882. p. 284—287.

Augen ein hellgelber Streifen. Unsere Fig. 1 auf Taf. III zeigt ausser diesen Streifen noch zwei parallele Längswülste, die sich auf der Kehle des Tieres befinden, aber nicht allen Exemplaren eigen sind. Zur Regenzeit legt das Weibchen seinen Laich in Pfützen ab. Dort schlüpfen die Larven aus. In die Pfütze setzt sich ein erwachsener Frosch (wahrscheinlich ♂), an den sich die Quappen ansaugen, sodass er mit einem Gürtel von 12—18 Jungen belastet ist. Mit diesen (6 bis 7 mm langen) Larven auf dem Rücken tritt er nunmehr die Reise nach einem anderen Tümpel an, in dem die Quappen dann wieder frei umherschwimmen.

Schon aus dieser Mitteilung geht mit voller Klarheit hervor, dass die Larven von *Dendrobates trivittatus* selbständig Nahrung aufnehmen sowie zeitweise frei umherschwimmen, und dass die erwachsenen Tiere, an deren Rücken sie sich ansaugen, nur das Vehikel repräsentieren, das die Quappen von einem Tümpel zum andern trägt und sie der Gefahr des Vertrocknens entzieht. In demselben Sinne spricht auch die anatomische Untersuchung der Quappen. KAPPLER und KLUNZINGER fanden zwar an dem Baue der Larven keinerlei Besonderheiten zu erwähnen. Indessen ist diese Angabe von vornherein unwahrscheinlich; denn eine derartige Aenderung in der Lebensweise, wie sie die Quappen von *Dendrobates trivittatus* gegenüber unseren heimischen Froschlarven darbieten, kann doch wohl nicht ganz ohne Einfluss auf den Körperbau sein. Die nähere Untersuchung zeigte uns denn in der That, dass die betreffenden reitenden Kaulquappen in einer ganzen Reihe von Punkten von den gewöhnlichen, stets im Wasser schwimmenden Froschlarven sich unterscheiden. Schon auf den ersten Blick fällt die in viel höherem Masse einem Fischchen gleichende Gestalt auf (Taf. III, Fig. 2 und 3); Körper und Schwanz sind nämlich nicht scharf voneinander abgesetzt, sondern scheinen allmählich ineinander überzugehen. Dieser Eindruck wird dadurch hervorgerufen, dass der Schwanz an seiner Wurzel ausserordentlich muskulös ist, viel muskulöser als bei unseren heimischen Anurenlarven. Ferner greift (Taf. III, Fig. 4) der Flossensaum weder dorsal noch ventral über die Schwanzwurzel hinaus auf den Körper über, sondern entspringt erst mehrere Millimeter vom hinteren Körperende entfernt auf dem erwähnten Muskelwulste. Die Mundbewaffnung (Taf. III, Fig. 5) zeigt keine auffallenden Eigentümlich-

keiten. Aber gerade ihr Vorhandensein ist ein wichtiges Argument dafür, dass die Larven selbständig Nahrung aufnehmen. Die ventral gelegene Mundöffnung ist mit Ober- und Unterkiefer versehen. Das querovale Mundfeld ist am aboralen Rande mit Papillen besetzt und seiner ganzen Breite nach von der Lippenspalte durchzogen. Die Ränder der Lippen tragen je eine Reihe von Hornzähnen; oberhalb der Mundöffnung befindet sich an der Innenwand der Lippen noch eine dritte, median unterbrochene Reihe solcher Hornzähne. Desgleichen trägt endlich die Aussenseite der Unterlippe zwei parallel verlaufende Zähnchenreihen.

Biologische Beobachtung und anatomische Untersuchung deuten demnach mit voller Sicherheit darauf hin, dass die Larven von *Dendrobates trivittatus* frei schwimmende und selbständig fressende Geschöpfe sind, die nur zeitweise der Eltern als Vehikel bedürfen. Ein Gleiches muss man wohl für die Larven der von WYMAN beobachteten *Dendrobates*-Spezies annehmen, deren Bau dem der *D. trivittatus*-Quappen ausserordentlich ähnlich ist. Auch an ihnen erkennt man, obwohl WYMAN das nicht besonders hervorhebt, selbst auf der Abbildung deutlich die muskulöse Schwanzbasis sowie den kurzen Flossensaum (vgl. Fig. 11 Seite 43).

Einige weitere Beobachtungen, die HERBERT H. SMITH[1]) veröffentlicht hat, zeigen, dass auch noch einige andere *Dendrobates*-Formen eine der vorstehend geschilderten sehr ähnliche Brutpflege haben. Er berichtet von einem in Santarem am unteren Amazonenstrome sehr häufigen braunen Frosche, der unter den Bäumen der feuchten Hochlandswälder meilenweit von jeder Wasseransammlung entfernt anzutreffen war, dass er nach Aussage von Jägern seine Eier auf dem Rücken umhertrage. Um welche Froschart es sich hier handelte, konnte leider nicht bestimmt werden, da das ganze gesammelte Material verloren ging. Es ist aber nicht ganz unwahrscheinlich, dass die Angaben von SMITH sich auf eine Varietät von *Dendrobates tinctorius* Schneid. beziehen. BOULENGER zählt von dieser Spezies fünf Varietäten auf; eine davon, die ebenfalls in Santarem

---

[1]) HERBERT H. SMITH, On Oviposition and nursing in the Batrachian Genus *Dendrobates*. The American Naturalist. Vol. 21. 1887. p. 307—311.

heimisch ist, bezeichnet er als einförmig „black“ gefärbt. Vermutlich ist dies die von SMITH beobachtete. Die zitierte Aussage der Jäger wird man alsdann freilich so zu deuten haben, dass ihnen eine Verwechslung von Eiern und Larven untergelaufen ist.

Genauer und zuverlässiger sind die Mitteilungen, die SMITH über *Dendrobates braccatus* macht. Freilich ist auch diese Form nicht sicher zu identifizieren. BOULENGER lässt sie in seinem Katalog gänzlich unerwähnt, vielleicht hat sie nur den systematischen Wert einer Varietät. Von diesen Anuren beobachtete W. C. SMITH im Oktober oder November des Jahres 1884 im Beginne der Regenzeit etwa 40 Meilen nordöstlich von Cujaha in West-Brasilien ein Individuum, das Larven auf dem Rücken mit sich trug. Das Tier hielt sich auf den sogenannten Varzeas des Hochlandes auf. Es sind dies mächtige Felsgelände, die nur mit einer sehr dünnen Erdschicht überdeckt sind. 4—5 Monate hindurch herrscht in diesen Gegenden alljährlich vollkommene Dürre; aber selbst in der Regenzeit trocknen die infolge der Niederschläge sich bildenden kleinen Rinnsale sofort aus, wenn ein paar Tage lang die Regenschauer aussetzen. Das von W. C. SMITH eingefangene Exemplar trug auf dem Rücken eine dichtgedrängte Menge dunkelfarbiger Larven. Diese sassen so dicht nebeneinander, das von sieben der Schwanz oder ein anderer Körperteil nicht zu sehen war. Die Quappen zeigten ein feuchtglänzendes Aussehen, als seien sie soeben dem Wasser entstiegen. Sie scheinen durch eine schleimige Masse auf dem Rücken ihres Trägers festgeklebt zu sein.

Im nächsten Jahre beobachtete W. C. SMITH in derselben Gegend einen gleichen Frosch, der seine Quappen auf dem Rücken trug. COPE bestimmte dieses Tier als *Dendrobates braccatus.* Die Larven besassen ein links gelegenes Spiraculum und einen langen Schwanz. Die Beine waren noch nicht entwickelt. Der Mund zeichnete sich nicht durch irgendwelche Besonderheiten aus: die gekrümmte Unterlippe war mit zwei Querreihen von Hornzähnen ausgerüstet. Eine ununterbrochene Reihe von Hornzähnen befand sich über dem Hornschnabel auf der Oberlippe. Ziemlich lange Papillen umgaben rings die Unterlippe.

Es erübrigt noch die Frage aufzuwerfen, welchen Geschlechtes denn jene Individuen sind, die zeitweise ihrer Brut als Vehikel dienen. Die meisten Autoren lassen diese Frage gänzlich unentschieden, nur

WYMAN vermutet, dass bei seinem *Hylodes lineatus* das Weibchen die Quappen trage. Indessen glauben wir, dass in all den geschilderten Beispielen das Männchen sich der Brutpflege unterzieht. Ein wichtiges Argument für die Richtigkeit dieser Ansicht sind die Beobachtungen, die BOULENGER[1]) über einen Bewohner Trinidads und Venezuelas, *Prostherapis trinitatis* S. Garm., mitteilt. Ein dem Londoner Natural History Museum eingeliefertes Exemplar dieser Spezies trägt (Fig. 12) auf dem Rücken drei Quappen, die ganz in der nämlichen Weise auf ihrer Unterlage befestigt sind, wie die *Dendrobates*-Larven. Die Quappen zeigen angeblich keinerlei Besonderheiten; namentlich ist die Form der Mundwerkzeuge (Fig. 13) ganz wie bei den Larven der Raniden: zwei Reihen von Mundzähnchen befinden sich oberhalb und drei unterhalb des dunkelfarbigen Hornschnabels. Die dritte postorale Reihe ist nur dürftig entwickelt, während die zweite präorale eine mediane Unterbrechung zeigt. Die Lippen sind mit einem Kranze von Papillen ausgerüstet, der vorn eine weite Lücke aufweist. Das Spiraculum liegt links, der Anus rechts. Der Schwanz ist etwa doppelt so lang wie der Körper.



Fig. 12.
Prostherapis trinitatis ♂ mit drei Quappen auf dem Rücken (nach BOULENGER).

Die wichtigste aller Angaben BOULENGER's ist aber, dass er sich davon überzeugen konnte, dass bei *Prostherapis trinitatis* das ♂ sich der Brutpflege widmet. Bestätigt wird diese Angabe von BOETTGER[2]): er berichtet, dass ein dem Senckenbergischen Museum zu Frankfurt a. M. eingesandtes männliches Individuum der genannten *Prostherapis*-Art fünf Kaulquappen auf dem Rücken trägt. Auf unserer Taf. II, Fig. 4 ist Dank der Liebenswürdigkeit von Prof. BOETTGER sowie der Verwaltung des Sencken-



Fig. 13.
Larvaler Mund von *Prostherapis trinitatis* (nach BOULENGER).

[1]) G. A. BOULENGER, On the Nursing-habits of two South-American Frogs. Proc. Zool. Soc. London. 1895. p. 209. Pl. X, fig. 4 und 5.

[2]) Zool. Centr.-Bl. 1895. Bd. 2. p. 618.

bergischen Museums das Frankfurter Exemplar dargestellt. In Analogie zu der Brutpflege von *Prostherapis* darf man wohl annehmen, dass auch bei *Dendrobates* stets nur das Männchen der Brutpflege sich widmet.

Endlich muss noch eine Kaulquappe hier Erwähnung finden, die wegen ihrer muskulösen Schwanzbasis und der geringen Entwicklung der Ruderflosse den *Dendrobates*-Larven in hohem Masse ähnlich ist. Im British Museum befinden sich drei Exemplare einer Batrachierlarve von Java, die ausser durch den eigenartigen Bau ihres Schwanzes durch eine ansehnliche ventrale Saugscheibe charakterisiert sind (Fig. 14). Da an einem Exemplare die Hinterextremitäten schon so weit entwickelt sind, dass sie die verbindende Haut und die ganz ausserordentlich verbreiteten Enden der Zehen erkennen lassen, so schloss Boulenger[1]) auf eine Zugehörigkeit zu dem javanischen Flugfrosch, *Rhacophorus reinwardti* Wagl., der von allen javanischen Fröschen die am meisten verbreiterten Zehen und die grössten Zehensäume besitzt. Wie diese Quappen leben, ist nicht bekannt. Es scheint uns aber nicht ganz unwahrscheinlich, dass auch sie zeitweise sich mittelst ihrer Saugscheibe an dem elterlichen Körper vor Anker legen. Bei der ungeheueren Weite, durch die die Sprünge unseres Flugfrosches sich auszeichnen, ist es nur natürlich, dass hier ein Ansaugen der Larven bloss durch den Mund nicht mehr genügt; vielmehr muss eine kräftige Saugscheibe entwickelt sein, wenn anders die Kaulquappen bei den Bewegungen ihres Trägers nicht herabfallen sollen.

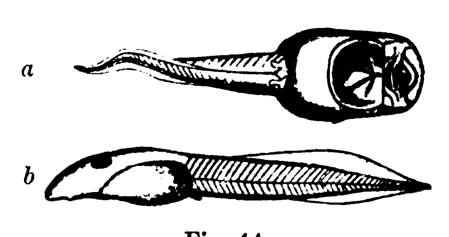


Fig. 14.
Larve von *Rhacophorus reinwardti* (nach Boulenger).
a von unten, *b* von der Seite.

Viel inniger als in den bislang geschilderten Beispielen gestaltet sich der Zusammenhang zwischen elterlichem Geschöpf und Brut bei den Beutelfröschen (*Nototrema*). Nach der Entwicklung der Brutpflege

---

[1]) G. A. Boulenger, Catalogue of the Batrachian salientia s. ecaudata in the Coll. of the Brit. Mus. 2nd Ed. London 1882. p. 89—90.

lassen sich die Arten dieser Gattung in zwei Gruppen unterbringen, die jenen beiden Abschnitten, in die wir den zweiten Teil unserer Abhandlung gegliedert haben, völlig entsprechen. In die erste Gruppe gehören die Spezies *Nototrema marsupiatum* sowie *N. plumbeum*: hier vermögen die Larven eine Zeitlang sich selbständig zu ernähren und beenden ihre Metamorphose frei im Wasser; daher sind die Eier relativ dotterarm. Zur zweiten Gruppe zählen *N. oviferum, N. testudineum, N. fissipes* sowie das interessante *N. pymaeum*: bei diesen Formen spielt sich die gesamte Metamorphose unter dem Schutze des elterlichen Körpers ab; die Dottermassen der Eier sind daher sehr ansehnlich.

Bei *Nototrema marsupiatum,* einer in Ecuador und Peru heimischen Spezies, besitzt das Weibchen eine über den ganzen Rücken sich erstreckende Bruttasche, die morphologisch als eine Hautduplikatur aufzufassen ist und durch eine kreisförmige bis dreieckige Oeffnung mit der Aussenwelt kommuniziert. Wie wir uns an einem trächtigen Individuum aus dem Berliner Museum, das uns Herr Geh.-Rat Prof. Dr. Möbius in liebenswürdigster Weise zur Verfügung stellte, überzeugen konnten, ist die Rückentasche durchaus ungeteilt und erstreckt sich seitlich bis an den Bauchrand und vorn bis zur Höhe des Schultergürtels. Diese Tasche birgt bei dem Berliner Exemplar in ihrem Innern etwa 200 Eier von je 5 mm Durchmesser. Die Eier lagern in zwei Schichten. (Taf. IV, Fig. 1 zeigt das genannte Exemplar mit geöffneter Rückentasche). Durch den gegenseitigen Druck erscheinen sie abgeplattet. Interessant ist, dass die Wandung der Tasche mit vorspringenden, gefässreichen Leisten in die Zwischenräume zwischen den Eiern hineingreift, so dass sie ein wabenartiges Aussehen erhält. Durch diese Einrichtung wird ein innigerer Kontakt zwischen Laich und elterlichem Körper erreicht, so dass dem sich entwickelnden Embryo leicht der zur Athmung nötige Sauerstoff zugeführt werden kann.

Nach Beseitigung der Eihülle kommt eine Larve zum Vorscheine, deren langer Ruderschwanz den Körper in verschiedenen Windungen anliegt (Taf. III, 6). Fig. 7 auf Taf. III zeigt dieselbe Larve mit gestrecktem Schwanze. Eine bereits frei lebende Quappe von *Nototrema marsupiatum,* die also der Rückentasche schon entstiegen war, hat

BOULENGER[1]) beschrieben. Er schildert sie etwa folgendermassen: Der Körper ist eiförmig und trägt einen zugespitzten Schwanz, der dem Körper an Länge nahezu gleichkommt. Das Spiraculum liegt linksseitlich. Eine ganz ähnliche Larve befindet sich endlich unter demselben Speziesnamen im Leipziger zoologischen Museum (Taf. III, Fig. 9).

Die genauere Untersuchung des uns vorliegenden Materials zeigte, dass die Embryonen noch innerhalb der Eihülle bereits mit einer Mundbewaffnung ausgerüstet sind, ein Charakter, der ihre spätere selbstständige Existenz schon ahnen lässt. Besonders auffällig aber waren zwei dünne Fädchen, die aus dem Spiraculum herausragten (Taf. III, 7). Nach Oeffnung des Operculums ergab sich bei näherem Studium, dass diese eigenartigen Fädchen von der rechten Seite des Kiemenkorbes ihren Ursprung nehmen. Wie Fig. 8 auf Taf. III zeigt, befinden sich jederseits 4 Kiemenbögen; die vier linken sowie der dritte und vierte rechts sind vollkommen normal entwickelt, während an den ersten und zweiten rechts je einer der zarten Fäden sich ansetzt. Die Betrachtung von Schnittserien lehrte, dass jeder Faden ein zuführendes und ein abführendes Gefäss, eine Arterie und eine Vene, enthält. Verfolgt man das distale Ende dieser merkwürdigen Kiemenanhänge, so ergiebt sich, dass sie sich schliesslich in eine zarte Membran fortsetzen, die der Eihülle in ihrer ganzen Ausdehnung dicht angeschmiegt ist. Die Verbindung der Eihülle mit jenen membranösen Gebilden ist so innig, dass eine Trennung unmöglich ist. Die ganze Einrichtung repräsentiert ein Allantois-artiges Organ, durch das dem Embryo die nötige Sauerstoffmenge zugeführt wird.

Im übrigen war an den Embryonen bereits die Anlage der Hinterextremitäten zu erkennen. Die Lunge war in Entwicklung begriffen, aber noch nicht gebrauchsfähig. Der Dotter war völlig verbraucht. Offenbar standen die Larven kurz vor ihrem Ausschlüpfen.

Während die Quappen von *Nototrema marsupiatum* — und ebenso verhält es sich wohl auch mit denen von *N. plumbeum* — mit Sicherheit einen Teil ihrer Metamorphose im freien Zustande vollenden,

---

[1]) G. A. BOULENGER, Reptiles et Batraciens recuillis par M. Émile de Ville dans les Andes de l'Équateur. Bull. Soc. Zool. France 1880. Vol. 5. p. 41—48.

spielt sich bei *Nototrema oviferum* die gesamte Entwicklung in der Rückentasche des Weibchens ab. An einem dem Berliner Museum eingesandten Exemplare hat WEINLAND[1]) genauere Untersuchungen angestellt. Er fand in dem Brutbeutel dieses Individuums, der im allgemeinen dem von *Nototrema marsupiatum* gleicht, 15 Eier, deren Durchmesser nahezu 1 cm betrug. Diese kolossalen Eier waren in Gruppen von dreien oder vieren zusammengeklebt und befanden sich sämtlich auf der gleichen Entwicklungshöhe. Der Embryo, dessen grosse Augen, Vorder- und Hinterextremitäten und Schwanz deutlich zu erkennen waren, wies eine Länge von 15 mm auf; im übrigen nahm er nur den achten Teil des Gesamtvolumens eines Eies ein, $^7/_8$ entfielen allein auf den Dotter.

Ein Allantois-artiges Organ ähnlich dem bei *Nototrema marsupiatum* beschriebenen fehlt nun auch den Embryonen von *N. oviferum* nicht; ja, es ist bei den letzteren sogar in der Zweizahl vorhanden. Während bei dem erstgenannten Beutelfrosche nur auf der rechten Seite die beiden ersten Kiemenbögen je einem zarten Faden den Ursprung geben; trifft dies bei *N. oviferum* für die beiden ersten Kiemenbögen beider Seiten zu.

Auch bei *Nototrema oviferum* endigen jene zarten Stränge distal in umfangreiche Hautausbreitungen die in Wasser ausgebreitet nach WEINLAND am besten mit einer Windenblüte vergleichbar sind. Solche glockenförmige Organe sind nur zwei vorhanden, so dass die beiden Kiemenstränge von jeder Körperseite in einem gemeinsamen Hauttrichter endigen. Man darf wohl annehmen, dass ursprünglich entsprechend den vier Kiemenfäden vier separate Hautausbreitungen vorhanden waren, von denen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung je zwei mit einander verschmolzen. Ihre Funktion als Allantois-artige Organe dokumentieren jene eigenartigen Kiemenanhänge durch den Besitz einer Arterie und einer Vene, die an ein dichtes, in dem Hauttrichter sich ausbreitendes Kapillargefässnetz anschliessen. In ihrer natürlichen Lage sind die Hautausbreitungen zusammengefaltet und lagern im Nacken des Embryos.

---

[1]) F. D. WEINLAND, Ueber den Beutelfrosch. Arch. f. Anat. u. Phys. Bd. 21. p. 449.

Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen der Berliner Museumsverwaltung waren wir in der Lage, ein wahrscheinlich von Weinland selbst geöffnetes Exemplar von *Nototrema oviferum* zu untersuchen. In dem Rückenbeutel dieses Individuums fanden sich eine Anzahl weit entwickelter Larven vor, deren zum Teile nicht unbeträchtliche Läsionen wohl von früherer Benutzung herrührten. Die Rückentasche war geräumig genug, um 30—40 derartiger Larven aufzunehmen. Die Quappen selbst entbehrten einer Umhüllung; ihr Darm erschien infolge seines reichen Dotterinhaltes stark aufgebläht. Die Hinterextremitäten waren bereits kräftig entwickelt (Taf. III, Fig. 10). Der Schwanz dagegen bestand nur aus einem Rudiment; sein verkrüppeltes Aussehen machte den Eindruck, als handle es sich hier nicht um eine normale Degeneration; sondern als sei der Schwanz überhaupt niemals zu richtiger Ausbildung gelangt. Die Vorderextremitäten sind in den Winkeln des Spiraculums bereits angedeutet. Das Spiraculum selbst ist auffallend entwickelt; es stellt einen breiten Spalt dar, der die ganze Bauchseite durchquert (Taf. III, Fig. 10). Aus diesem Kiemenschlitze, der den Eingang zur Kiemenhöhle bildet, kommen jederseits zwei der von Weinland beschriebenen zarten Stränge hervor. Die Länge dieser Fäden gleicht etwa der des Embryonalkörpers, d. h. sie beträgt etwa 1 cm. Die Scheibe erschien uns im Gegensatze zu der Angabe Weinland's nicht glockenförmig, sondern flachschüsselig. Fig. 11 (Taf. III) zeigt den Kiemenapparat in achtmaliger Vergrösserung: bei *I* und *II* sind die Stiele der Kiemenscheiben mit dem venösen und arteriellen Gefässe sichtbar, bei *III* und *IV* die rudimentären dritten und vierten Kiemenbögen.

Bei den Spezies *Nototrema testudineum* und *N. fissipes* liegen offenbar ganz ähnliche Verhältnisse vor wie bei *N. oviferum.* Auch in ihrer Rückentasche fand man ausserordentlich grosse und dotterreiche Eier. Man darf hieraus wohl schliessen, dass auch bei diesen Arten die gesamte Larvenentwicklung unter dem Schutze des elterlichen Körpers erfolgt.

Bei der Brutpflege, wie sie den vorstehend besprochenen *Nototrema*-Arten zukommt, dürfen wir einen Punkt nicht unerwähnt lassen, der dem Verständnisse nicht unerhebliche Schwierigkeiten bereitet. Es ist dies die Frage, wie gelangen die namentlich bei jenen Beutel-

fröschen, deren gesamte Metamorphose innerhalb der Rückentasche verläuft, sehr grossen Eier in den Brutraum hinein, und wie kommen die Larven oder die jungen Fröschchen heraus? Ist doch die Oeffnung, durch die die Rückentasche mit der Aussenwelt kommuniziert, in allen Fällen viel zu klein, als dass sie den umfangreichen Eiern den Eintritt und der entwickelten Brut den Austritt gestatten könnte.

Einiges Licht in diese dunkle Frage bringt die Spezies *Nototrema pygmaeum,* die uns durch BOETTGER[1]) bekannt geworden ist. Diese Art, die an der Nordseite der Cordillere von Merida (Puerto Cabello in Venezuela) gefunden worden ist, unterscheidet sich von ihren Gattungsgenossen zunächst durch ihre geringe Grösse. Das erwachsene, eiertragende Weibchen wird nicht länger als etwa 25 mm, erreicht also nur ungefähr ein Drittel von der Grösse der anderen Beutelfrösche. Besonders interessant aber wird diese Spezies durch die eigentümliche Ausbildung ihres Brutbeutels, der nicht mehr als 4 bis 7 Eier von stattlichen Dimensionen birgt. Trotz dieser überaus geringen Anzahl der Eier sieht, wie BOETTGER es schildert, ein trächtiges *pygmaeum*-Weibchen aus, als trage es einen mit ein paar riesigen Kugeln vollgestopften Sack auf dem Rücken. Bei weitem merkwürdiger ist jedoch die Oeffnung der Rückentasche. Während sie bei den übrigen *Nototrema*-Formen punktförmig oder dreieckig gestaltet ist und wie durch einen Sphinkter geschlossen erscheint, präsentiert sie sich bei *N. pygmaeum* als ein Längsschlitz (Taf. II, Fig. 1). Diese Längsspalte setzt sich nach vorne zu in eine feine, erhabene Längsfalte fort, die in der Medianlinie des Rückens bis zum Hinterhaupte sich erstreckt. Diese Falte erinnert in ihrem Aussehen ausserordentlich an den Knick, durch den man ein Blatt Papier zu einem Doppelblatte zusammenlegen kann; und wie ein derartiges Doppelblatt längs des Knickes sich ohne Mühe aufreissen lässt, so lässt sich auch die Rückenhaut der Bruttasche von *N. pygmaeum* längs ihrer Medianfalte mit grösster Leichtigkeit aufreissen, sodass alsdann das Innere des Brutraumes durch einen über den ganzen Rücken sich erstreckenden Schlitz mit der Aussenwelt kommuniziert (Taf. II, Fig. 2). Wie nun die erwähnte

---

[1]) O. BOETTGER, Ein neuer Beutelfrosch. Der Zoolog. Garten. Jg. 34. 1893. p. 129—132.

Falte am Sammlungsexemplar einer von Menschenhand ausgeführten Reissbewegung nur ganz minimalen Widerstand entgegensetzt, so wird jene Naht auch in der Natur den lebhaften Zerrbewegungen der nach aussen drängenden jungen Fröschchen bald nachgeben und der Brut das Verlassen ihres Gefängnisses gestatten.

Diese eigenartige Naht an dem Rückenbeutel von *Nototrema pygmaeum*, die an der Bruttasche des männlichen *Hippocampus* ein vollkommenes Analogon findet, verbreitet auch über die Entwicklungsgeschichte des für die Beutelfrösche charakteristischen Brutbehälters einiges Licht. Man hat wahrscheinlich anzunehmen, dass die Eier, die auf irgend eine zur Zeit noch unbekannte Weise auf den Rücken des Weibchens gebracht werden (voraussichtlich unter Mitwirkung des Männchens), dort einen Reiz ausüben und die Entstehung einer Hautwucherung veranlassen in der Art, dass von jeder Seite eine Hautduplikatur über die Eier hinwegwächst, bis die beiderseitigen Wucherungen in der Medianlinie zusammenstossen und hier, ähnlich wie der Verschluss der Spinalfurche der Embryonen von Wirbeltieren erfolgt, mehr oder weniger innig mit einander verwachsen. Bei *Nototrema pygmaeum* ist diese Verwachsungsnaht noch erhalten, während bei allen übrigen Beutelfröschen keine Spur von ihr zu entdecken ist.

Auffallend ist an den geschilderten Rückentaschen, dass ihre innere Auskleidung keineswegs den Charakter der äusseren Haut besitzt, und wir neigen daher zu der Annahme, nicht den Boden der Tasche als die ursprüngliche Rückenhaut und die Taschendecke als die Neubildung aufzufassen; sondern die innere Wandung der Tasche als das Produkt einer Hautwucherung anzusehen, die von der dorsalen Medianlinie des Frosches ausgeht. Durch die Untersuchungen von BOULENGER[1]) wissen wir, dass auch bei unseren heimischen Kröten in der Mittellinie des Rückens von der Schnauze bis zum Steissbein ein schmaler, stark verdünnter Streifen (Raphe) in der Rückenhaut verläuft. Dieser Streifen ist es vielleicht, der bei *Nototrema* sich in auffallendem Masse verbreitert. Stellt man sich diese Verhältnisse räumlich vor, so erkennt man, dass, wenn der wuchernde Hautstreifen

---

[1]) BOULENGER, The tailless Batrachians of Europa. Part I. London Ray Soc. 1887. p. 23.

die ganze Breite des Rückens einnimmt, die alte Rückenhaut jederseits eine Duplikatur bildet, deren Höhe nur gleich dem vierten Teile der Rückenbreite ist. Ein Verschluss der Tasche ist demnach noch nicht möglich. Dieser kann erst erfolgen, wenn der Wucherungsstreifen die doppelte Breite des Rückens erreicht hat. Und in diesem Falle ist, wie wir in unserer obigen Annahme ausführten, die gesamte Innenwandung der Bruttasche eine Neubildung, während die Aussenwand die aus ihrer ursprünglichen Lage verschobene alte Rückenhaut repräsentiert.

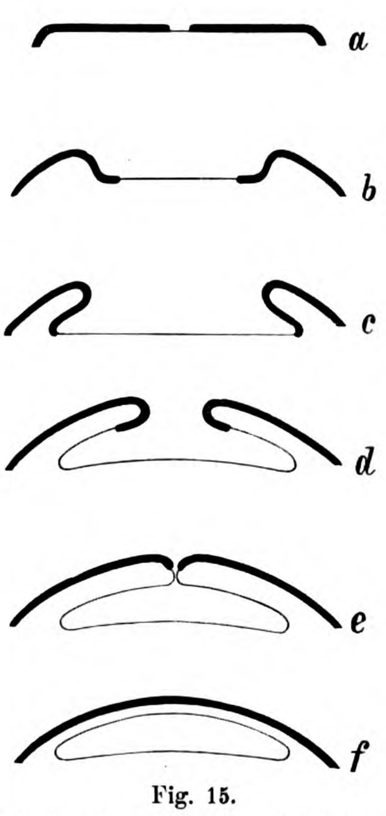


Fig. 15.
Schema der vermuteten Entstehung der Rückentasche bei *Nototrema*.

Das Schicksal, dem die Bruttasche der Beutelfrösche nach dem Ausschlüpfen der Jungen anheimfällt, ist nicht bekannt. Für *Nototrema pygmaeum* ist es sehr wahrscheinlich, dass nach dem Zerreissen der Mediannaht durch die auskriechende Brut ein völliger Schwund des Beutels eintritt. Es müsste dann alljährlich eine Neubildung des Brutbeutels erfolgen.


Fig. 16.
Hyla goeldii. ♀ mit Eiern, vom Rücken gesehen (nach BOULENGER).

Auch für die übrigen Beutelfrösche muss man wohl annehmen, dass durch ein Zerreissen der Taschenwandung die Brut ins Freie gelangt, sowie dass der Brutbeutel nach dem Ausschlüpfen der Jungen einer Rückbildung anheimfällt. Beobachtungen fehlen freilich über diesen Punkt noch ganz.

Boulenger[1]) beschrieben. Er schildert sie etwa folgendermassen: Der Körper ist eiförmig und trägt einen zugespitzten Schwanz, der dem Körper an Länge nahezu gleichkommt. Das Spiraculum liegt linksseitlich. Eine ganz ähnliche Larve befindet sich endlich unter demselben Speziesnamen im Leipziger zoologischen Museum (Taf. III, Fig. 9).

Die genauere Untersuchung des uns vorliegenden Materials zeigte, dass die Embryonen noch innerhalb der Eihülle bereits mit einer Mundbewaffnung ausgerüstet sind, ein Charakter, der ihre spätere selbstständige Existenz schon ahnen lässt. Besonders auffällig aber waren zwei dünne Fädchen, die aus dem Spiraculum herausragten (Taf. III, 7). Nach Oeffnung des Operculums ergab sich bei näherem Studium, dass diese eigenartigen Fädchen von der rechten Seite des Kiemenkorbes ihren Ursprung nehmen. Wie Fig. 8 auf Taf. III zeigt, befinden sich jederseits 4 Kiemenbögen; die vier linken sowie der dritte und vierte rechts sind vollkommen normal entwickelt, während an den ersten und zweiten rechts je einer der zarten Fäden sich ansetzt. Die Betrachtung von Schnittserien lehrte, dass jeder Faden ein zuführendes und ein abführendes Gefäss, eine Arterie und eine Vene, enthält. Verfolgt man das distale Ende dieser merkwürdigen Kiemenanhänge, so ergiebt sich, dass sie sich schliesslich in eine zarte Membran fortsetzen, die der Eihülle in ihrer ganzen Ausdehnung dicht angeschmiegt ist. Die Verbindung der Eihülle mit jenen membranösen Gebilden ist so innig, dass eine Trennung unmöglich ist. Die ganze Einrichtung repräsentiert ein Allantois-artiges Organ, durch das dem Embryo die nötige Sauerstoffmenge zugeführt wird.

Im übrigen war an den Embryonen bereits die Anlage der Hinterextremitäten zu erkennen. Die Lunge war in Entwicklung begriffen, aber noch nicht gebrauchsfähig. Der Dotter war völlig verbraucht. Offenbar standen die Larven kurz vor ihrem Ausschlüpfen.

Während die Quappen von *Nototrema marsupiatum* — und ebenso verhält es sich wohl auch mit denen von *N. plumbeum* — mit Sicherheit einen Teil ihrer Metamorphose im freien Zustande vollenden,

---

[1]) G. A. Boulenger, Reptiles et Batraciens recuillis par M. Émile de Ville dans les Andes de l'Équateur. Bull. Soc. Zool. France 1880. Vol. 5. p. 41—48.

spielt sich bei *Nototrema oviferum* die gesamte Entwicklung in der Rückentasche des Weibchens ab. An einem dem Berliner Museum eingesandten Exemplare hat WEINLAND[1]) genauere Untersuchungen angestellt. Er fand in dem Brutbeutel dieses Individuums, der im allgemeinen dem von *Nototrema marsupiatum* gleicht, 15 Eier, deren Durchmesser nahezu 1 cm betrug. Diese kolossalen Eier waren in Gruppen von dreien oder vieren zusammengeklebt und befanden sich sämtlich auf der gleichen Entwicklungshöhe. Der Embryo, dessen grosse Augen, Vorder- und Hinterextremitäten und Schwanz deutlich zu erkennen waren, wies eine Länge von 15 mm auf; im übrigen nahm er nur den achten Teil des Gesamtvolumens eines Eies ein, $^7/_8$ entfielen allein auf den Dotter.

Ein Allantois-artiges Organ ähnlich dem bei *Nototrema marsupiatum* beschriebenen fehlt nun auch den Embryonen von *N. oviferum* nicht; ja, es ist bei den letzteren sogar in der Zweizahl vorhanden. Während bei dem erstgenannten Beutelfrosche nur auf der rechten Seite die beiden ersten Kiemenbögen je einem zarten Faden den Ursprung geben; trifft dies bei *N. oviferum* für die beiden ersten Kiemenbögen beider Seiten zu.

Auch bei *Nototrema oviferum* endigen jene zarten Stränge distal in umfangreiche Hautausbreitungen die in Wasser ausgebreitet nach WEINLAND am besten mit einer Windenblüte vergleichbar sind. Solche glockenförmige Organe sind nur zwei vorhanden, so dass die beiden Kiemenstränge von jeder Körperseite in einem gemeinsamen Hauttrichter endigen. Man darf wohl annehmen, dass ursprünglich entsprechend den vier Kiemenfäden vier separate Hautausbreitungen vorhanden waren, von denen im Laufe der phylogenetischen Entwicklung je zwei mit einander verschmolzen. Ihre Funktion als Allantois-artige Organe dokumentieren jene eigenartigen Kiemenanhänge durch den Besitz einer Arterie und einer Vene, die an ein dichtes, in dem Hauttrichter sich ausbreitendes Kapillargefässnetz anschliessen. In ihrer natürlichen Lage sind die Hautausbreitungen zusammengefaltet und lagern im Nacken des Embryos.

---

[1]) F. D. WEINLAND, Ueber den Beutelfrosch. Arch. f. Anat. u. Phys. Bd. 21. p. 449.

Dank dem liebenswürdigen Entgegenkommen der Berliner Museumsverwaltung waren wir in der Lage, ein wahrscheinlich von Weinland selbst geöffnetes Exemplar von *Nototrema oviferum* zu untersuchen. In dem Rückenbeutel dieses Individuums fanden sich eine Anzahl weit entwickelter Larven vor, deren zum Teile nicht unbeträchtliche Läsionen wohl von früherer Benutzung herrührten. Die Rückentasche war geräumig genug, um 30—40 derartiger Larven aufzunehmen. Die Quappen selbst entbehrten einer Umhüllung; ihr Darm erschien infolge seines reichen Dotterinhaltes stark aufgebläht. Die Hinterextremitäten waren bereits kräftig entwickelt (Taf. III, Fig. 10). Der Schwanz dagegen bestand nur aus einem Rudiment; sein verkrüppeltes Aussehen machte den Eindruck, als handle es sich hier nicht um eine normale Degeneration; sondern als sei der Schwanz überhaupt niemals zu richtiger Ausbildung gelangt. Die Vorderextremitäten sind in den Winkeln des Spiraculums bereits angedeutet. Das Spiraculum selbst ist auffallend entwickelt; es stellt einen breiten Spalt dar, der die ganze Bauchseite durchquert (Taf. III, Fig. 10). Aus diesem Kiemenschlitze, der den Eingang zur Kiemenhöhle bildet, kommen jederseits zwei der von Weinland beschriebenen zarten Stränge hervor. Die Länge dieser Fäden gleicht etwa der des Embryonalkörpers, d. h. sie beträgt etwa 1 cm. Die Scheibe erschien uns im Gegensatze zu der Angabe Weinland's nicht glockenförmig, sondern flachschüsselig. Fig. 11 (Taf. III) zeigt den Kiemenapparat in achtmaliger Vergrösserung: bei *I* und *II* sind die Stiele der Kiemenscheiben mit dem venösen und arteriellen Gefässe sichtbar, bei *III* und *IV* die rudimentären dritten und vierten Kiemenbögen.

Bei den Spezies *Nototrema testudineum* und *N. fissipes* liegen offenbar ganz ähnliche Verhältnisse vor wie bei *N. oviferum.* Auch in ihrer Rückentasche fand man ausserordentlich grosse und dotterreiche Eier. Man darf hieraus wohl schliessen, dass auch bei diesen Arten die gesamte Larvenentwicklung unter dem Schutze des elterlichen Körpers erfolgt.

Bei der Brutpflege, wie sie den vorstehend besprochenen *Nototrema*-Arten zukommt, dürfen wir einen Punkt nicht unerwähnt lassen, der dem Verständnisse nicht unerhebliche Schwierigkeiten bereitet. Es ist dies die Frage, wie gelangen die namentlich bei jenen Beutel-

fröschen, deren gesamte Metamorphose innerhalb der Rückentasche verläuft, sehr grossen Eier in den Brutraum hinein, und wie kommen die Larven oder die jungen Fröschchen heraus? Ist doch die Oeffnung, durch die die Rückentasche mit der Aussenwelt kommuniziert, in allen Fällen viel zu klein, als dass sie den umfangreichen Eiern den Eintritt und der entwickelten Brut den Austritt gestatten könnte.

Einiges Licht in diese dunkle Frage bringt die Spezies *Nototrema pygmaeum,* die uns durch BOETTGER[1]) bekannt geworden ist. Diese Art, die an der Nordseite der Cordillere von Merida (Puerto Cabello in Venezuela) gefunden worden ist, unterscheidet sich von ihren Gattungsgenossen zunächst durch ihre geringe Grösse. Das erwachsene, eiertragende Weibchen wird nicht länger als etwa 25 mm, erreicht also nur ungefähr ein Drittel von der Grösse der anderen Beutelfrösche. Besonders interessant aber wird diese Spezies durch die eigentümliche Ausbildung ihres Brutbeutels, der nicht mehr als 4 bis 7 Eier von stattlichen Dimensionen birgt. Trotz dieser überaus geringen Anzahl der Eier sieht, wie BOETTGER es schildert, ein trächtiges *pygmaeum*-Weibchen aus, als trage es einen mit ein paar riesigen Kugeln vollgestopften Sack auf dem Rücken. Bei weitem merkwürdiger ist jedoch die Oeffnung der Rückentasche. Während sie bei den übrigen *Nototrema*-Formen punktförmig oder dreieckig gestaltet ist und wie durch einen Sphinkter geschlossen erscheint, präsentiert sie sich bei *N. pygmaeum* als ein Längsschlitz (Taf. II, Fig. 1). Diese Längsspalte setzt sich nach vorne zu in eine feine, erhabene Längsfalte fort, die in der Medianlinie des Rückens bis zum Hinterhaupte sich erstreckt. Diese Falte erinnert in ihrem Aussehen ausserordentlich an den Knick, durch den man ein Blatt Papier zu einem Doppelblatte zusammenlegen kann; und wie ein derartiges Doppelblatt längs des Knickes sich ohne Mühe aufreissen lässt, so lässt sich auch die Rückenhaut der Bruttasche von *N. pygmaeum* längs ihrer Medianfalte mit grösster Leichtigkeit aufreissen, sodass alsdann das Innere des Brutraumes durch einen über den ganzen Rücken sich erstreckenden Schlitz mit der Aussenwelt kommuniziert (Taf. II, Fig. 2). Wie nun die erwähnte

[1]) O. BOETTGER, Ein neuer Beutelfrosch. Der Zoolog. Garten. Jg. 34. 1893. p. 129—132.

Falte am Sammlungsexemplar einer von Menschenhand ausgeführten Reissbewegung nur ganz minimalen Widerstand entgegensetzt, so wird jene Naht auch in der Natur den lebhaften Zerrbewegungen der nach aussen drängenden jungen Fröschchen bald nachgeben und der Brut das Verlassen ihres Gefängnisses gestatten.

Diese eigenartige Naht an dem Rückenbeutel von *Nototrema pygmaeum,* die an der Bruttasche des männlichen *Hippocampus* ein vollkommenes Analogon findet, verbreitet auch über die Entwicklungsgeschichte des für die Beutelfrösche charakteristischen Brutbehälters einiges Licht. Man hat wahrscheinlich anzunehmen, dass die Eier, die auf irgend eine zur Zeit noch unbekannte Weise auf den Rücken des Weibchens gebracht werden (voraussichtlich unter Mitwirkung des Männchens), dort einen Reiz ausüben und die Entstehung einer Hautwucherung veranlassen in der Art, dass von jeder Seite eine Hautduplikatur über die Eier hinwegwächst, bis die beiderseitigen Wucherungen in der Medianlinie zusammenstossen und hier, ähnlich wie der Verschluss der Spinalfurche der Embryonen von Wirbeltieren erfolgt, mehr oder weniger innig mit einander verwachsen. Bei *Nototrema pygmaeum* ist diese Verwachsungsnaht noch erhalten, während bei allen übrigen Beutelfröschen keine Spur von ihr zu entdecken ist.

Auffallend ist an den geschilderten Rückentaschen, dass ihre innere Auskleidung keineswegs den Charakter der äusseren Haut besitzt, und wir neigen daher zu der Annahme, nicht den Boden der Tasche als die ursprüngliche Rückenhaut und die Taschendecke als die Neubildung aufzufassen; sondern die innere Wandung der Tasche als das Produkt einer Hautwucherung anzusehen, die von der dorsalen Medianlinie des Frosches ausgeht. Durch die Untersuchungen von Boulenger[1]) wissen wir, dass auch bei unseren heimischen Kröten in der Mittellinie des Rückens von der Schnauze bis zum Steissbein ein schmaler, stark verdünnter Streifen (Raphe) in der Rückenhaut verläuft. Dieser Streifen ist es vielleicht, der bei *Nototrema* sich in auffallendem Masse verbreitert. Stellt man sich diese Verhältnisse räumlich vor, so erkennt man, dass, wenn der wuchernde Hautstreifen

[1]) Boulenger, The tailless Batrachians of Europa. Part I. London Ray Soc. 1887. p. 23.

die ganze Breite des Rückens einnimmt, die alte Rückenhaut jederseits eine Duplikatur bildet, deren Höhe nur gleich dem vierten Teile der Rückenbreite ist. Ein Verschluss der Tasche ist demnach noch nicht möglich. Dieser kann erst erfolgen, wenn der Wucherungsstreifen die doppelte Breite des Rückens erreicht hat. Und in diesem Falle ist, wie wir in unserer obigen Annahme ausführten, die gesamte Innenwandung der Bruttasche eine Neubildung, während die Aussenwand die aus ihrer ursprünglichen Lage verschobene alte Rückenhaut repräsentiert.

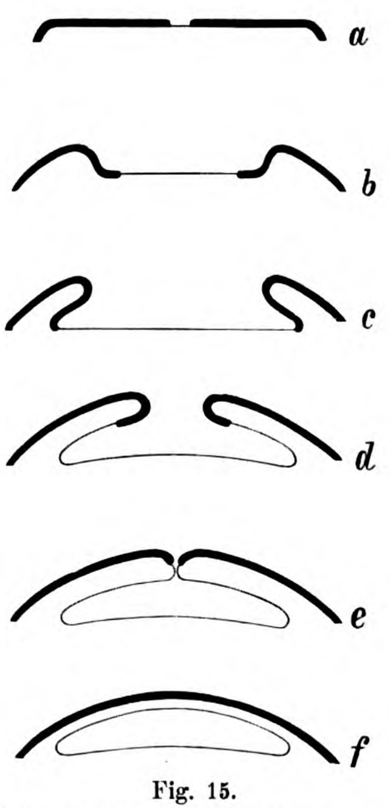


Fig. 15.
Schema der vermuteten Entstehung der Rückentasche bei *Nototrema*.

Das Schicksal, dem die Bruttasche der Beutelfrösche nach dem Ausschlüpfen der Jungen anheimfällt, ist nicht bekannt. Für *Nototrema pygmaeum* ist es sehr wahrscheinlich, dass nach dem Zerreissen der Mediannaht durch die auskriechende Brut ein völliger Schwund des Beutels eintritt. Es müsste dann alljährlich eine Neubildung des Brutbeutels erfolgen.


Fig. 16.
Hyla goeldii. ♀ mit Eiern, vom Rücken gesehen (nach BOULENGER).

Auch für die übrigen Beutelfrösche muss man wohl annehmen, dass durch ein Zerreissen der Taschenwandung die Brut ins Freie gelangt, sowie dass der Brutbeutel nach dem Ausschlüpfen der Jungen einer Rückbildung anheimfällt. Beobachtungen fehlen freilich über diesen Punkt noch ganz.

Eine wichtige Uebergangsform von der Gattung *Hyla* zu dem so nahe verwandten Genus *Nototrema,* sowie eine wesentliche Stütze für die oben ausgesprochenen Vermutungen über die Entwicklungsgeschichte der Bruttasche bei den Beutelfröschen bietet sich in der Spezies *Hyla goeldii* Blgr., die in der Serra dos Orgãos (Prov. Rio de Janeiro) heimisch ist und sich zumeist in dem zentralen Wasserbecken des Blätterschopfes von Bromeliaceen (z. B. *Bilbergia*) aufhält. Ein Exemplar wurde indessen in einem trockenen Bambus aufgefunden. Nach der Beschreibung von Boulenger[1]) erreicht das Weibchen von *Hyla goeldii* eine Länge von 42 mm. Die gesamte Rückenoberfläche ist überdeckt mit einer Lage von bis 26 ansehnlichen, hellgelben Eiern, deren Durchmesser etwa 4 mm beträgt (Fig. 16). Der Embryo ist



Fig. 17.
Ei mit Embryo von *Hyla goeldii*, vergrössert (nach Boulenger).



Fig. 18.
♀ von *Hyla goeldii* im Profil (nach Boulenger).

durch die ihn einhüllende glashelle Substanz bereits mit unbewaffnetem Auge deutlich sichtbar (Fig. 17). An seinem breiten, flachen Kopfe treten die Augen als zwei schwarze Punkte deutlich hervor; von Kiemen ist an ihm keine Spur zu erkennen. Interessant ist nun in erster Linie die Vorrichtung, durch die die Eier auf dem Rücken von *Hyla goeldii* einen festen Halt gewinnen. Wie die Profilansicht der in Rede stehenden *Hyla* (Fig. 18) zeigt, bildet die Rückenhaut rings um die Eilage herum eine Duplikatur, sodass der Laich wie in einer flachen Schüssel ruht. Die durch den Reiz der Eier hervorgerufene Duplikatur der Rückenhaut verharrt also bei *Hyla goeldii* auf jenem Stadium, wo die Höhe der rings um die Rückenfläche herum entstehenden Falte noch nicht ausreicht, um ein Verwachsen der gegen-

[1]) G. A. Boulenger, On the Nursing-habits of two South-American Frogs. Proc. Zool. Soc. London. 1895. p. 209—210. Pl. X, fig. 1—3.

überliegenden Faltenränder und somit die Entstehung einer völlig geschlossenen Bruttasche zu ermöglichen. Wir haben demnach bei *Hyla goeldii* in Wirklichkeit einen Fall vor uns, den wir für die Entwicklungsgeschichte des Rückenbeutels von *Nototrema* hypothetisch vorausetzen mussten.[1])

Ueber die Entwicklungsgeschichte der Eier von *Hyla goeldii* verdanken wir GOELDI[2]) selbst einige nähere Angaben. Er fing ein Weibchen unserer Hylide ein, das etwa 10 Eier auf dem Rücken trug, und hielt es in einem grösseren Glase gefangen. Einige Tage hindurch waren die Eier auf dem Rücken der Trägerin unverändert zu sehen; plötzlich waren sie verschwunden. Dagegen fand sich in dem Glase eine Anzahl von kleinen, dunkelfarbigen Fröschchen vor. Sie waren mit allen 4 Beinen ausgerüstet und trugen einen Schwanz von grösserer oder geringerer Länge (Fig. 19). Vom ersten Augenblicke an bewegten sich die Jungen munter und völlig unabhängig vom Muttertiere in ihrem Gefängnisse. Im Springen erwiesen sie sich schon ziemlich geschickt; auch kletterten sie an den Glaswänden des Vivariums sowie an den in diesem liegenden Steinen herum.

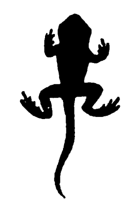


Fig. 19.
Junge *Hyla goeldii* nach dem Verlassen der Eier (nach BOULENGER).

Den verblüffendsten Fall von Brutpflege bei Amphibien finden wir bei *Rhinoderma darwini*, einer Kröte, die nach den Angaben von PLATE[3]) im Süden Chiles von Valdivia bis Puerto nicht selten anzutreffen ist. Die Tiere halten sich in Wäldern auf, namentlich an den Rändern und in den Lichtungen. Trotz der ausserordentlichen Reichlichkeit der Niederschläge, die für das Jahr eine Höhe von etwa 3 m erreichen, herrscht in jener Waldregion grosser Mangel an stehenden Gewässern, da der

[1]) Vgl. FRANZ WERNER, Ueber Brutpflege bei Amphibien. Verhandl. der K. K. zool.-botan. Ges. Wien. Bd. 48. 1894. p. 11—14.

[2]) E. A. GOELDI, Contribution to the Knowledge of the Breeding-habits of some Tree-frogs of the Serra dos Orgãos. Proc. Zool. Soc. London 1895. p. 94—96. fig. 2.

[3]) PLATE, Männliches *Rhinoderma darwini* mit Brutsack. Verh. d. deutsch. zool. Ges. zu Kiel 1897. p. 213.

Boden der ungemein dichten Waldungen mit einer starken Humusschicht bedeckt ist, die wie ein Schwamm jegliche Feuchtigkeit aufsaugt. Man wird also nicht fehl gehen, wenn man auch bei *Rhinoderma* in den ungünstigen Wasserverhältnissen die Ursache zur Entstehung der Brutpflege sieht.

Im Gegensatze zu den Beutelfröschen und zu *Hyla goeldii* ist es bei *Rhinoderma darwini* das Männchen, das sich der Brutpflege widmet. Aehnlich wie bei gewissen Fischen (vgl. p. —0) Eier oder Larven im Maule untergebracht werden, nimmt das männliche *Rhinoderma* eine Anzahl von Eiern in den Mund und praktiziert sie in den unpaaren Kehlsack, wo sie dann ihre gesamte Metamorphose durchmachen. Derartige trächtige Männchen fand PLATE in der ersten Hälfte des Oktobers reichlich bei Corral, dem Hafen von Valdivia. Die ersten genaueren Angaben über die Brutpflege von *Rhinoderma* verdanken wir JIMINEZ DE LA ESPADA.[1]) Er untersuchte fünf männliche Individuen mit insgesamt 50 Quappen. Das erste trug in seinem Kehlsacke 12 Kaulquappen, die alle auf der nämlichen Entwicklungsstufe standen. Ebenso verhielt es sich mit den sieben Quappen, die das zweite Exemplar mit sich führte. Beim dritten fanden sich nur 5 Larven vor, deren Entwicklungszustand nur ganz unwesentliche Verschiedenheiten aufwies. Dagegen standen die Kaulquappen, die, elf an der Zahl, in dem Kehlsacke des vierten Individuums ruhten, auf sehr verschiedenem Entwicklungsniveau. Die kleinsten hatten noch keine Beine und waren 3 mm breit und 8 mm lang; die grössten, die im Grunde des Sackes geborgen waren, besassen eine Länge von 13,5 mm und eine Breite von 5 mm. Bei dreien dieser letzteren Kaulquappen waren die Hinterbeine bereits voll entwickelt; die Vorderextremitäten dagegen waren noch unter der Haut versteckt. Das fünfte Männchen endlich trug nicht weniger als 15 Junge mit sich. Die an der Kehle liegenden Quappen liesen die Kehle wie aufgebläht erscheinen, als solle das Tier ersticken. Diese Quappen waren bereits mit den vier Extremitäten ausgerüstet. Trotzdem war der Schwanz

[1]) J. W. SPENGEL, Die Fortpflanzung des *Rhinoderma darwini*. (Nach dem Spanischen des JIMINEZ DE LA ESPADA — Anales de la Sociedad Española de Historia natural, t. I, p. 139, 1872) mit einigen einleitenden Bemerkungen. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 29. p. 495—501.

noch sehr lang; er erwies sich als schmal und komprimiert. Seine Hautsäume waren nur sehr dürftig entwickelt. Er war umgeschlagen und lag dem Körper der Quappen dicht an. Aeussere Kiemen waren selbst bei dem kleinsten aller beobachteten Larven nicht zu entdecken. Ebenso fehlte vollkommen die Mundbewaffnung; gewiss ein Zeichen, dass die Quappen niemals selbständig Nahrung aufnehmen. Namentlich bei jüngeren Kaulquappen erwies sich der Darm als dick aufgetrieben und mit Dotter angefüllt. Bei den jüngsten war der Dotter erst mit einer zarten Haut der zukünftigen Darmwand umhüllt.

Aus diesen Mitteilungen von JIMINEZ DE LA ESPADA geht hervor, dass die Zahl der Embryonen, die ein *Rhinoderma* mit sich führt, zwischen 5 und 15 schwankt. Die Kehlsäcke haben bei unseren Tieren in Anpassung an ihre eigenartige Funktion eine ausserordentliche Vergrösserung erfahren, sodass sie sich sehr weit nach hinten erstrecken. Nach unserem ersten Autor sind sie an verschiedenen Stellen mit der benachbarten Brust- und Bauchmuskulatur sowie mit der äusseren Haut verwachsen; HOWES [1]) indessen behauptet mit, wie uns scheint, grösserer Wahrscheinlichkeit, dass der Kehlsack nur ganz vorne nahe der Eingänge mit der Haut und der Körpermuskulatur verwachsen sei. Grosse individuelle Schwankungen scheinen bezüglich des Einflusses des trächtigen Kehlsackes auf die in seiner Nähe liegenden Organe besonders auf den Darm obzuwalten. So berichtet JIMINEZ DE LA ESPADA, dass die Eingeweide der Männchen während der Trächtigkeit geradezu eine Rückbildung erlitten, und auch PLATE glaubt, dass die Tiere nicht im stande seien Nahrung aufzunehmen. Nach den Angaben von HOWES hat es indessen den Anschein, als ob es zu einer so weitgehenden Schädigung der Männchen nur in extremen Fällen, wenn die Kehlsäcke eine anomale Vergrösserung erfahren, käme. Er untersuchte ein Exemplar von *Rhinoderma*, das elf bereits mit allen vier Extremitäten versehene Quappen bei sich trug, und fand den Darm in völlig normaler Entwicklung. Das Rektum war mit Kot erfüllt, der Dünndarm enthielt Speisebrei, und der Magen umschloss allerlei Insektenreste. Auch der Fettkörper war gut entwickelt. Alles das sind

---

[1]) G. B. HOWES, Notes on the Gular Brood-pouch of *Rhinoderma darwini* Proc. zool. Soc. London 1888. p. 231—237. 5 Fig.

Anzeichen, dass die Ernährungsfunktion des Tieres nicht im geringsten gestört war. In gleicher Weise zeigte auch die Zunge keine Spur von Schrumpfungen; sie verdeckte die Eingänge zu dem Kehlsack nur teilweise. Unsere Fig. 20 zeigt einen Durchschnitt durch ein männliches *Rhinoderma.* Fig. 3 auf Taf. II stellt ein männliches *Rhinoderma* mit geöffnetem Kehlsacke dar, der die weitentwickelte Brut enthält. In Fig. 4 ist ein junges Fröschchen aus diesem Kehlsacke dargestellt.

Die jungen Frösche zwängen sich, wenn sie das nötige Reifestadium erreicht haben, offenbar durch die Eingangsspalte des Kehlsackes und gelangen durch das Maul des Vaters ins Freie. In diesem Zustande sind sie jedenfalls bereits lungenathmend; sicher besitzen sie alle vier Extremitäten; ein Schwanzstummel ist nach den von uns untersuchten Exemplare des Leipziger Museums sicherlich nicht mehr vorhanden. Das Nährmaterial, das den Embryonen die Entwicklung bis zum jungen Frosche ermöglicht, wird in erster Linie wohl in den reichen Dottermengen bestehen, die die Eier vom mütterlichen Organismus mit bekommen. Vielleicht werden nach Verbrauch des Dotters auch vom väterlichen Körper Nährstoffe auf osmotischem Wege übernommen. Dass die **Athmung** auf diese Weise von statten geht, ist wohl nicht zu bezweifeln.

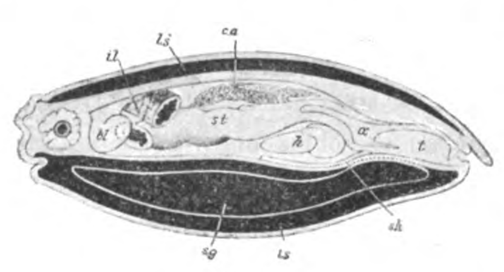


Fig. 20.
Längsschnitt durch *Rhinoderma darwini* ♂.
bl Harnblase, *c. a* Fettkörper, *h* Herz, *il* Mastdarm, *oe* Oesophagus, *l. s* Lymphsäcke, *sg* Kehlsack, *sh* Sternum, *st* Dünndarm, *t* Zunge.

Zum Schlusse bleibt uns noch eine Reihe von Brutpflegeerscheinungen zu besprechen, in denen ebenfalls die gesamte Metamorphose sich im Innern des Eies abspielt, sodass die Larven niemals als freilebende Geschöpfe auftreten. Während aber in den zuletzt geschilderten Fällen die Eier in engstem Konnexe mit dem elterlichen Organismus standen, werden in den nun zu behandelnden Beispielen die Eier frei abgelegt, allerdings hat es den Anschein, als ob in einzelnen Fällen wenigstens eine Bewachung des Laiches seitens der Eltern stattfindet.

Eine überaus merkwürdige Uebergangsform der Brutpflege hat

BRAUER[1]) von *Arthroleptis seychellensis* Bttgr. beschrieben. Bei diesem Anuren werden einerseits die Eier frei abgelegt und das gesamte Nährmaterial, das zum Aufbau des jungen Frosches nötig ist, wird von dem elterlichen Organismus gespendet; andererseits aber reiten die Quappen während des letzten Teiles ihrer Entwicklungszeit auf dem Rücken des elterlichen Körpers ähnlich wie die schon behandelten Larven von den *Dendrobates*-Arten und von *Prostherapis trinitatis,* jedoch sind sie in scharfem Gegensatze zu den letzteren niemals zu selbständiger Nahrungsaufnahme fähig. Es verläuft also die Entwicklung des Seychellen-Frosches zum Teile in Konnex mit dem elterlichen Körper, zum Teile ohne eine derartige Verbindung; insofern erscheint es wohl gerechtfertigt, wenn wir die Art der Brutpflege als eine Uebergangserscheinung deuten.

Die Ursachen, die bei *Arthroleptis seychellensis* zur Ausbildung einer so intensiven Brutpflege geführt haben, sind mit grosser Wahrscheinlichkeit in den eigenartigen Wasserverhältnissen der Seychellen zu suchen. Nicht Wassermangel ist es, der auf diesen Inseln die Larven der Batrachier gefährdet; sondern der reissende Wasserschwall der Giessbäche, die in raschem Gefälle über oder unter Granitblöcken dem Meere zustürzen, bietet den Laichmassen nirgends ein ruhiges Plätzchen im Wasser, wo die Entwicklung der Quappen ungestört verlaufen kann. Besonders wertvoll sind die Angaben BRAUER's nun vor allem deswegen, weil er mehrere Stadien dieser Brutpflege beobachtet hat.

Im Sommer 1895 entdeckte unser Gewährsmann am Boden des Waldes zwischen feuchten Blättern ein erwachsenes Exemplar von *Arthroleptis seychellensis,* auf dessen Rücken noch keine Larven vorhanden waren. Das Tier entfloh. Am anderen Tage jedoch fand sich an dem Platze, den der Frosch tags zuvor eingenommen hatte, ein Häufchen Eier vor, die nicht von einer gemeinsamen Gallertmasse umschlossen waren. In einem Gläschen, in dem sie feucht gehalten wurden, entwickelten sich die Eier rasch weiter, sodass schon am folgenden Morgen an den Wänden des Behälters die jungen Kaul-

[1]) A. BRAUER, Ein neuer Fall von Brutpflege bei Fröschen. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst., Geogr. und Biolog. der Tiere. Bd. 12. 1898. p. 89—94. Mit 3 Textfig.

quappen mit der flachen Bauchseite angeheftet, sich vorfanden. Die jungen Tiere (Fig. 21, *A* und *B*) zeigten bereits die Anlage der Hinterextremitäten und waren mit einem stattlichen Schwanze versehen.

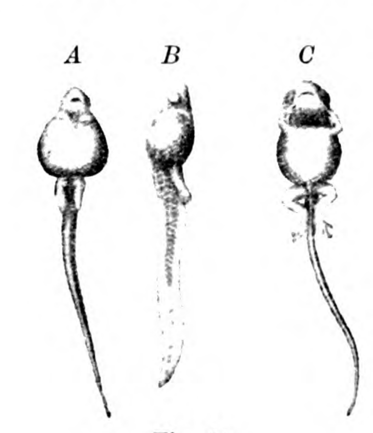


Fig. 21.
Larven von *Arthroleptis seychellensis* 3 × (nach Brauer).
A und *B* ventrale und laterale Ansicht frisch ausgeschlüpfter Individuen (1 Tag alt), *C* ventrale Ansicht einer älteren Larve.

Das Anheften an den Wänden des Glases ist wohl auf eine einfache Adhäsionswirkung zurückzuführen, die durch die freilich keineswegs bedeutenden Hautsekretmengen des Larvenkörpers wirkungsvoll unterstützt wird.

Ein zweites Stadium der Brutpflege fiel Brauer am 21. August 1895 in die Hände. In einem Walde auf Mahé am Fusse des Morne Seychellois fand er in etwa 500 m Höhe im Innern eines alten, gefallenen Farnbaumstammes ein Exemplar des Seychellenfrosches, das auf dem Rücken und an den Seiten in schwammiger Schleimmasse eingehüllt neun Larven trug. Zwei davon fielen beim Transporte herab. Fig. 22 ist eine Wiedergabe der Brauer'schen Abbildung, das Objekt befindet sich in der Sammlung des zoologischen Instituts zu Marburg. Die Quappen zeigten die Anlage der Hinterextremitäten; die Vorderbeine waren angedeutet, aber noch von der Körperhaut bedeckt. Die Larven hatten demnach wohl erst vor kurzem den Rücken ihres Trägers bestiegen.

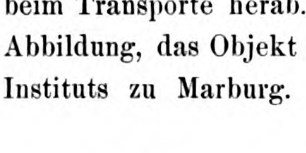




Fig. 22.
Arthroleptis seychellensis Böttg. mit Larven auf dem Rücken. Natürl. Gr. (nach Brauer).

Aus diesen Beobachtungen geht mit Sicherheit hervor, dass die Eier von *Arthroleptis seychellensis* frei abgelegt, und von den alten Tieren bedeckt und feucht gehalten werden bis zum Ausschlüpfen der Larven. Diese Quappen besteigen alsdann den Rücken des elterlichen Tieres und halten sich hier mit dem Bauche, und nicht wie bei *Prostherapis* mit dem Munde, durch Adhäsion fest. Die höckerige Oberfläche, durch die der Rücken der erwachsenen Individuen ausgezeichnet

ist, unterstützt im Verein mit dem vom Elternkörper sehr reichlich ausgeschiedenen Schleime die Adhäsion in hohem Masse. Die grösseren Höcker, die in zwei Längsreihen auf der Rückenhaut der Alten angeordnet sind, haben mit dem Festhaften der Larven nichts zu thun.

Ein drittes in Brutpflege befindliches Exemplar wurde etwas später erbeutet. Hier zeigten sich Vorder- und Hinterextremitäten der Larven schon weit entwickelt (Fig. 21, *C*). Schon dieser Fund weist darauf hin, dass bei *Arthroleptis* die Larven nicht etwa von Tümpel zu Tümpel getragen werden, sondern dass sie ununterbrochen während eines grossen Teiles ihrer Entwicklung auf dem Rücken des alten Tieres verweilen. In demselben Sinne spricht aber vor allem die Thatsache, dass die Larven einer Hornkieferbewaffnung völlig entbehren, d. h. dass sie zu selbständiger Nahrungsaufnahme unfähig sind.

Von sonstigen anatomischen Einzelheiten verdient noch hervorgehoben zu werden, dass die Epithelzellen der flachen Bauchseite der Larven bedeutend höher sind als die der Rückenseite und vielleicht einen klebrigen Schleim produzieren. Die Dottermassen, die die Larven mit sich führen, sind bei den jüngsten wie bei den ältesten der von Brauer beobachteten Entwicklungsstadien ausserordentlich gross (Fig. 21). Die Larven bekommen eben ihr gesamtes Nährmaterial vom Mutterkörper mit. Was endlich die Athmung anlangt, so ist eine Kiemenhöhle zwar vorhanden, doch fehlen die äussere Oeffnung sowohl wie auch innere Kiemen. Eine Lunge fehlt den eben ausgeschlüpften Larven noch vollkommen; in dem von Brauer beobachteten am weitesten entwickelten Stadium (Fig. 21, *C*) finden sich erst bescheidene Anlagen der Lungen. Die Athmung erfolgt also während langer Zeit ausschliesslich durch die Haut; und man wird wohl nicht fehl gehen, wenn man in dem mächtig entwickelten Schwanze das wichtigste Athemorgan sieht. Vielleicht aber ist der Schwanz den Larven auch beim Besteigen des elterlichen Körpers unentbehrlich.

Welches Geschlechtes die die Eier behütenden und die Quappen tragenden Individuen sind, konnte nicht genau ermittelt werden, da das einzige gesammelte Exemplar Sammlungszwecken dienen soll; doch vermutet Brauer, dass es das Männchen ist, das sich der Brutpflege widmet. Ueber die Lebensweise der erwachsenen Frösche sei noch hinzugefügt, dass sie, nach den Haftscheiben an ihren Zehen zu

schliessen, wie unsere Laubfrösche auf Bäumen leben. Ihre Nahrung besteht vornehmlich aus Termiten.

Während also bei dem Seychellenfrosche noch eine zeitweilige Verbindung zwischen larvalem und elterlichem Körper besteht, ist von einem derartigen Kontakte bei dem Antillenfrosche (*Hylodes martinicensis*) gar nicht mehr die Rede. PETERS[1]) hat über die Brutpflege dieses Anuren zuerst umfangreichere Angaben publiziert. KRUG und GUNDLACH sammelten am 24. Mai 1876 drei Männchen und drei Weibchen des Antillenfrosches ein und setzen sie in ein Glas. Kurze Zeit darauf befanden sich auch schon zwei Exemplare in Kopula, bei der das Weibchen 15—20 Eier ablegte. Diese Eier waren jedoch bis auf drei alsbald wieder verschwunden, vielleicht hatte sie eins der Tiere aufgefressen. Nachträglich aber wurden nun noch 5 weitere Eier abgelegt. Diese wurden vom Beobachter sogleich auf nassen Schlamm übergeführt. Sie enthielten in ihrem Innern eine weissliche bis blass strohfarbige Dottermasse, die sich späterhin etwas zurückzog. Der Schwanz des Embryos war bereits sichtbar. Am 1. Juni waren auch die Augen, sowie rote pulsierende Blutgefässe deutlich zu erkennen, und in der Nacht vom 6. zum 7. Juni schlüpften die jungen, noch mit einem Schwanzrudimente versehenen Fröschchen aus.

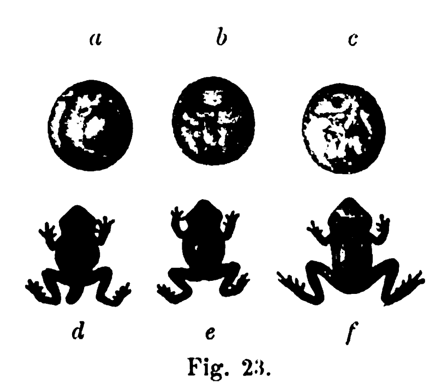


Fig. 23.
Entwicklungsstadien von *Hylodes martinicensis* 2 × (nach PETERS).

Eihaufen derselben Spezies fand der Beobachter noch in demselben Jahre auch in der Natur. Einer befand sich zwischen den Blättern einer grossen Amaryllidee und umfasste mehr als 20 Stück. Die Mutter sass auf ihrem Laiche. Sie wurde verscheucht. Das Amaryllideenblatt schnitt man ab und bewahrte es in einem Glase mit feuchter Erde auf. Nach 14 Tagen waren die Jungen plötzlich aus-

[1]) W. PETERS, Ueber eine von KRUG und GUNDLACH auf der Insel Puertorico gemachte Sammlung von Amphibien sowie über die Entwicklung eines Batrachiers, *Hylodes martinicensis*, ohne Metamorphose. Mon. Ber. Berl. Akad. d. Wiss. 1876. p. 703—713. Mit 2 Taf.

geschlüpft. Sie trugen anfangs noch ein kleines, weisses Schwänzchen Fig. 23, *d*), das jedoch bereits nach wenigen Stunden verschwunden war. Die Eier werden uns geschildert als blasenartige Gebilde von 4½—5½ mm Durchmesser. Aussen haftete ihnen teilweise eine flockige Eiweissmasse an. Das Innere zeigte sich angefüllt mit einer wasserklaren Flüssigkeit, in der der Embryo mit allen Teilen deutlich erkennbar war. Er nahm im Innern des Eies eine gekrümmte Lage ein, sodass der Kopf den hinteren Extremitäten genähert war Fig. 23, *a—c*). Der Schwanz war ventralwärts umgebogen und krümmte sich dann, einen Teil der Extremitäten verdeckend, nach der rechten oder nach der linken Körperseite. Von Kiemen oder Kiemenlöchern war keine Spur an den Embryonen zu entdecken. Auf noch jungen Entwicklungsstadien zeigte der Schwanz eine relativ grosse Ausbildung und einen beträchtlichen Reichtum an Gefässen: mit seiner Breitseite der Innenwand der Eihaut anliegend sorgt er offenbar für den nötigen Gasaustausch. Auf älteren Entwicklungsstadien nahmen sowohl der Schwanz wie auch die Dottermasse an Grösse mehr und mehr ab. Bei den eben ausschlüpfenden Fröschchen, die etwa 5 mm lang sind, beträgt die Länge des Schwanzes nur 1,8 mm, nach wenigen Stunden sogar nur 0,3 mm und wird in Kürze gleich 0. Acht Tage nach dem Ausschlüpfen messen die Jungen 7—7,5 mm.

Eine weitere Mitteilung über den Antillenfrosch verdanken wir Bello y Espinosa.[1]) Er fand in seinem Garten auf einem Blatte von *Crinum lirio* etwa 30 Eier von einer baumwollenartigen Hülle umschlossen. Die Mutter dieser Laichmasse hielt sich in der Nähe auf, gleichsam Wache haltend. Nach wenigen Tagen waren junge Frösche von 5—6 mm ausgeschlüpft, die bereits alle vier Extremitäten besassen. Bello y Espinosa hebt ausdrücklich hervor, dass in dem von hohen Mauern rings umgebenen Garten kein Wasserbecken sich befand, dass aber die Blattscheiden der genannten *Crinum*-Art stets wasserhaltend sind.

Mit diesen Angaben die Peters und Espinosa über *Hylodes martinicensis* von Puertorico machen, stehen die Mitteilungen, die

---

[1]) Bello y Espinosa, Zoologische Notizen aus Puerto Rico (aus dem Spanischen von E. v. Martens, Berlin) Zool. Garten 1871. p. 348—351.

BAVAY[1]) über dieselbe Spezies von Guadeloupe veröffentlicht hat, nicht völlig im Einklang, und v. SAMPSON[2]) vermutet deshalb wohl mit Recht, es möchten sich die Beobachtungen von BAVAY auf eine andere *Hylodes*-Art beziehen. Wie dem auch sei, jedenfalls ist der von BAVAY geschilderte Frosch auf Guadeloupe sehr häufig. Im Anfang des Nov. 1871 (Mai und Juni nach PETERS) entdeckte der genannte Autor in dem hochgelegenen Camp Jakob unter altem Laube einen Haufen gallertiger (von flockiger Hülle umschlossen nach ESPINOSA) Eier, die 3—4 mm ($4^1/_2$—$5^1/_2$ mm nach PETERS) im Durchmesser hielten und untereinander nur lose verbunden waren. An dem einen Pole zeigten die Eier eine Aussackung, eine Erscheinung, deren weder PETERS noch ESPINOSA Erwähnung thun. Aehnliche Laichklumpen, die durchschnittlich etwa 20 Eier umfassten, fand BAVAY an feuchten Oertlichkeiten unter Steinen und Laub noch öfter. Vor allem bevorzugten die Frösche solche Stellen zur Ablage des Laiches, die den sich entwickelnden Eiern die nötige Feuchtigkeit spenden konnten; so z. B. fanden sich die Eimassen häufig unter der Regenrinne der Häuser.

Erwähnt sei noch, dass sich im Berliner Museum zwei Gläser mit Froschlaich befinden, der nach der Etikette von *Hylodes martinicensis* stammt, unseres Erachtens aber zweifellos ebenfalls zu zwei verschiedenen Arten gehört.

Einen ähnlichen Entwicklungsgang hat man wohl auch für *Hylodes abbreviatus* Spix anzunehmen. Nach den Angaben von HENSEL[3]) sind die Larven dieser Spezies in einer Sandsteinhöhle des Urwaldes von Rio Grande aufgefunden worden. Diese Quappen waren durch einen merkwürdig flachen Bau ausgezeichnet; ihr glatter Bauch bildete eine Art von Sauggrube, sodass die Tiere selbst an senkrechten Wänden

[1]) M. BAVAY, Sur *l'Hylodes martinicensis* et ses métamorphoses. Revue des sciences naturelles, publiée à Montpellier, sous la direction de M. E. DUBREIL t. I, p. 281. 1872. Auszug davon: Journal de Zoologie par PAUL GERVAIS t. I, 1873. p. 13—21.

[2]) LILIAN V. SAMPSON, Unusual modes of breeding and development among Anura. The American Naturalist. Vol. 34. 1900. p. 687—715.

[3]) R. HENSEL, Beiträge zur Kenntnis der Wirbeltiere Südbrasiliens. Arch. f. Naturgesch. Jg. 33. 1867. p. 15 .

auf und nieder zu klettern vermochten, sobald diese nur von einer dünnen Wasserschicht benetzt waren. Die beiden Extremitätenpaare waren bereits vorhanden. Eine sehr charakteristische Ausbildung zeigte der Schwanz, der etwa die doppelte Körperlänge besass. Wie bei allen jenen Quappen, die ihre Metamorphose ausserhalb des Wassers durchmachen, und die deshalb eines Ruderorgans nicht bedürfen, so hatte auch der Schwanz der *Hylodes abbreviatus*-Quappen einen drehrunden Querschnitt; nur am Enddrittel, das einen dürftigen Flossensaum trug, war eine seitliche Abplattung zu bemerken. Viel weiter nach vorn als auf der Dorsalseite des Schwanzes erstreckte sich die Flosse auf der Ventralseite. Hier war sie umgewandelt in ein flaches, sohliges Gebilde, das in der Mitte seiner Vorderhälfte von einer Furche durchzogen war. Die Afterröhre erwies sich als abgeplattet und nicht als zylindrisch; die Afteröffnung erschien in der Form eines Querspaltes. Der ansehnliche Mund, der mit starken Lippen ausgerüstet war, diente vielleicht auch als Haftorgan. Die jungen Fröschchen massen nach beendeter Metamorphose 9 mm. Sie trugen auf diesem Stadium höchstens noch ein ganz kleines Rudiment des Schwanzes. Obzwar über die Eiablage von *Hylodes abbreviatus* keinerlei direkte Beobachtungen vorliegen, ist es unzweifelhaft, dass auch hier die Gesamtentwicklung wie bei *Hylodes martinicensis* ausserhalb des Wassers erfolgt.

Ein letztes, höchst interessantes Beispiel von Brutpflege eines Batrachiers, des Polynesiers, *Rana opisthodon,* verdanken wir den Beobachtungen von Guppy auf einigen kleinen Inselchen namens Dreasury Island und Faro Island, die der Salomonischen Gruppe angehören. Die grösste davon ist nur 5 km lang und erhebt sich bis zu einer Höhe von 630 m über den Meeresspiegel. Hier fand Guppy[1]) 120 m über dem Meeresspiegel in

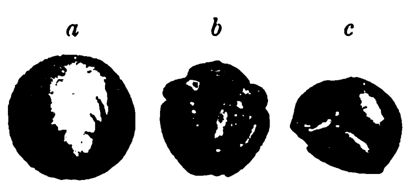


Fig. 24.
Entwicklungsstadien von *Rana opisthodon* 2 × (nach Boulenger).
a Ei mit durchschimmernden Fröschen, *b* Eihülle entfernt, Fröschchen von der Bauchseite, *c* dasselbe von der Seite.

[1]) G. A. Boulenger, On the Reptiles and Batrachians of the Salomons Islands. Trans. Zool. Soc. London. Vol. XII. 1886. p. 35—62. Pl. VII—XIII.

Spalten feuchter Felsblöcke, die von dem Wasser eines Bergbaches eingeschlossen waren, eigenartige gallertige Ballen von 6—10 mm Durchmesser. Sie erwiesen sich als die Eier eines Frosches; denn in ihrem Innern enthielten sie ein anscheinend vollkommen entwickeltes, im Durchschnitt 8,5 mm langes Fröschchen, das mit langen Hinter- und kurzen Vorderextremitäten bereits versehen war. Der Schwanz hingegen fehlte. An den Körperseiten befand sich je ein schmales Band, das eine Reihe von Querfältchen der Haut enthielt. Offenbar dienen diese eigenartigen Gebilde, die einigermassen an die Kiemen der Plagiostomen erinnern, den Zwecken der Athmung, da jegliche Andeutung von Kiemen fehlt. Beim Zerbrechen der Eihülle sprangen die jungen Fröschchen augenblicklich fort; und zwar leisteten sie in der Springkunst schon so erkleckliches, dass ein 20 cm hohes Glas zugedeckt werden musste, wenn anders das Entrinnen der Tiere verhindert werden sollte. Eine wesentliche Ergänzung dieser Mitteilungen hat Boulenger gegeben. Er hat darauf aufmerksam gemacht, dass die Schnauzenspitze des noch im Eie ruhenden jungen Fröschchens mit einem konischen Fortsatze ausgerüstet ist, sodass die Eihülle an dieser Stelle ein wenig vorgewölbt erscheint. Es ist dies eine Einrichtung, die offenbar dazu dient, den Jungen das Oeffnen der Eihülle zu ermöglichen, und die in hohem Masse an den Eizahn der Reptilien und des Hühnchens erinnert. Gleichzeitig bewundern wir in diesem Organe eine überaus weitgehende Anpassungserscheinung, die durch die Entwicklung der Frösche ausserhalb des Wassers bedingt ist.

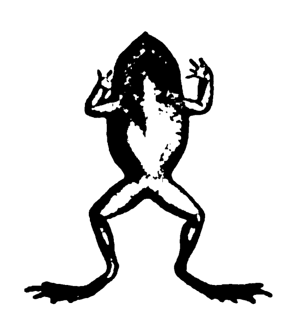


Fig. 25.
Rana opisthodon juv. Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei (nach Boulenger), man sieht den „Eizahn“ und die Hautkiemen (?).

Einen ähnlichen Entwicklungsgang wie für *Rana opisthodon* darf man schliesslich wohl auch für einen zweiten Frosch der Salomonsinseln, für *Cornufer salomonis* annehmen. Nach der oben angezogenen Arbeit Boulenger's sind nämlich die reifen Eier dieses Batrachiers ebenfalls enorm gross. Bei einem 73 mm langen weiblichen Individuum mass der Durchmesser der Eier im Oviducte 5 mm. Diese stattliche

Grösse der Eier deutet mit voller Sicherheit darauf hin, dass die junge Brut wohl ihr gesamtes Nährmaterial vom Muttertiere mitbekommt und demnach ihre Metamorphose ohne einen freilebenden Zustand vollenden kann. Beobachtungen über diesen Punkt fehlen freilich noch gänzlich.

Wir haben in der vorstehenden Abhandlung den biologischen Gesichtspunkt zur Richtschnur gewählt. Man möchte hiergegen vielleicht einwenden, dass eine Anordnung nach den morphologischen Eigenheiten der Eier, wie sie früher von BOULENGER in seinem bekannten „Catalogue“ getroffen wurde, wegen der grösseren Stabilität der morphologischen Anschauungsweise vorzuziehen sei. In der That sind wir uns bewusst, dass die von uns bevorzugte Betonung des biologischen Momentes einerseits nicht immer eine so reinliche Scheidung der einzelnen Fälle ermöglicht, wie uns dies wünschenswert erscheint, und dass sie andererseits hin und wieder der Hypothese einen breiteren Raum gestattet. So wissen wir zwar bei zahlreichen Fällen von Brutpflege bestimmt, dass sie als Anpassungen an gewisse klimatische Bedingungen aufzufassen sind; bei anderen Fällen liegt es augenscheinlich klar auf der Hand, dass zum Schutze gegen lebendige Feinde dieser oder jener Weg der Brutpflege betreten ist. In wie viel Fällen mögen aber beide Faktoren die Brutpflege bedingt haben? Und in wie viel Fällen mögen Verhältnisse eine wichtige Rolle spielen, die bei dem gegenwärtigen Stande der Wissenschaft noch gar nicht bekannt oder wenigstens noch nicht genügend gewürdigt sind? Aber trotz dieser Bedenken glaubten wir die biologische Betrachtungsweise, schon wegen ihrer mehr gedanklichen Methode, einschlagen zu müssen, um so mehr, als wir es mit DOHRN[1]) für einen Vorteil für die Wissenschaft erachten, wenn der Biologie ein grösseres Feld in den zoologischen Disziplinen gewährt wird.

[1]) A. DOHRN, Der gegenwärtige Stand der Zoologie. Preuss. Jahrb. Bd. 30. 1872.

Tafel I.

Brandes, Begattung der Hirudineen.

Fig. 1. Einige Glieder einer Nephelis von der Bauchseite mit eingepresster Pseudo-Spermatophore (× 8).

Fig. 2. Isolierte Pseudo-Spermatophore einer Nephelis mit Basalscheibe und den beiden Sperma-Kanülen (× 16).

Fig. 3 u. 4. Teil eines Querschnittes durch eine Nephelis in Höhe der Insertionsstelle der Pseudo-Spermatophore, unmittelbar nach der Begattung.

In Fig. 3 etwas stärker vergrössert (ca. × 50); ausserdem der optische Längsschnitt der Pseudo-Spermatophore aus den angrenzenden Schnitten konstruiert. Man ersieht aus den Kurven, wie die Spermabündel in das Bindegewebe der Nephelis-Körper hineingepumpt sind und wie sich nur erst an der Peripherie die Samenfäden gelockert haben und selbständig weiter wandern.

Fig. 5. Teil eines Querschnittes durch eine Nephelis in der Höhe der Insertionsstelle der Pseudo-Spermatophore, 3 Tage nach der Begattung.

Die Samenfäden sind bis über die Medianlinie hinaus im Körper vorgedrungen. Die Basalscheibe ist zum grossen Teile schon resorbiert.

Fig. 6. Teil eines Längsschnittes (frontal) durch eine Nephelis in der Gegend der Insertionsstelle der Pseudo-Spermatophore, 8 Tage nach der Begattung.

Die Pseudo-Spermatophore ist völlig resorbiert, man erkennt ihre einstige Insertionsstelle an der dünnen Epidermis (*N*). Unterhalb dieser liegt noch ein grosser Haufen gelockerten Spermas, von dem aus mehrere Strassen von Spermamassen bis zu den Ovarialsäcken zu verfolgen sind. Im Inneren dieser letzteren an mehreren Stellen grosse Massen von Sperma.

Fig. 7. Teil des Längsschnittes in Fig. 6, stark vergrössert.

Bei *x* durchdringen zahlreiche Samenfäden die Wandung eines Ovarialsackes.

Zeichenerklärung.

bm = Bauchmark
kst = Keimstrang im Ovarialsack
lg = Laterales Blutgefäss
N = Narbe in d. Epidermis, verursacht durch d. Insert. d. Ps.-Spermatoph.
oe = Oesophagus
ov = Distaler Teil des Ovarialsackes
ov' = Proximaler Teil des Ovarialsackes
sp = Sperma
spc = Sperma-Kanülen der Pseudo-Spermatophore
vd = Vas deferens.

Anmerkung. Die beiden ersten Figuren wurden von Herrn Dr. R. Gast nach dem Leben resp. nach einem Präparate gezeichnet, die übrigen sind Photographieen nach meinen Orange-G-Haematoxylin-Präparaten, die ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Stabsarzt Dr. von Wasielewski verdanke.

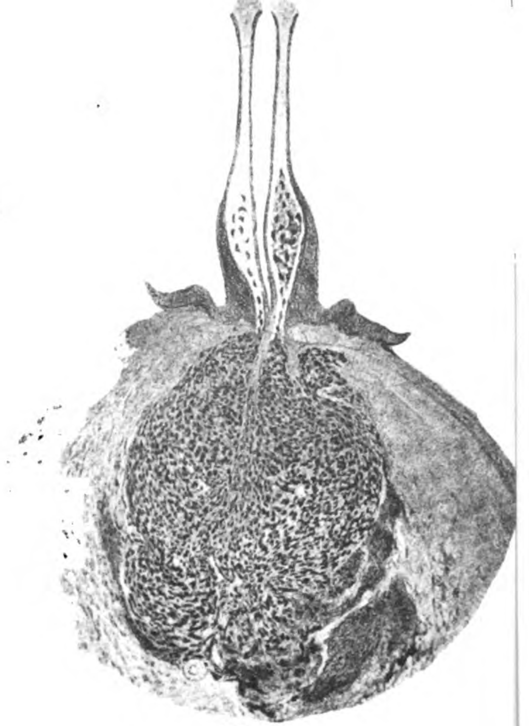
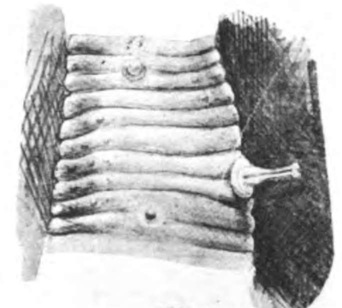

Fig. 3.


Fig. 2.


Fig. 1.

G. Brandes dir.

Tafel II.

Brandes und Schoenichen,
Brutpflege der schwanzlosen Batrachier.

Fig. 1. *Nototrema pygmaeum* ♀ mit gefüllter Bruttasche. $^2/_1$. Die schlitzförmige Oeffnung der Bruttasche ist durch Einreissen nach vorne vergrössert.

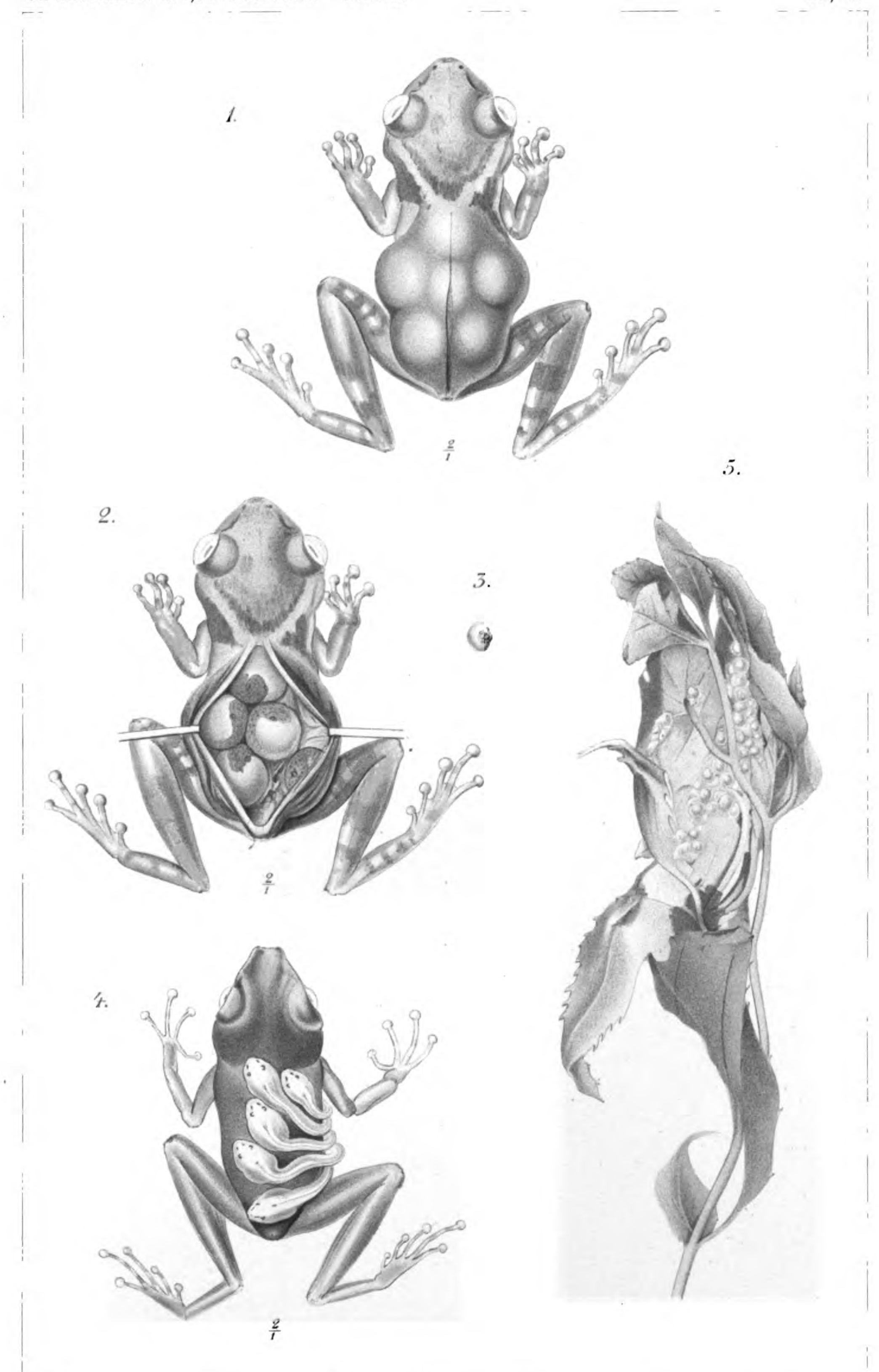
Fig. 2. Dasselbe Tier mit geöffneter Rückentasche.

Fig. 3. Eines der in der Tasche befindlichen Eier in natürlicher Grösse.

Fig. 4. *Prostherapis trinitatis* (♂ ?) mit fünf Kaulquappen auf dem Rücken.

Fig. 5. Nest von *Phyllomedusa burmeisteri* in natürlicher Grösse.

Anmerkung. Die Originale befinden sich sämtlich im Senkenbergischen Museum und wurden von Herrn Fritz Winter gezeichnet.


1.
2/1
2.
3.
2/1
4.
2/1
5.

Tafel III.

Brandes und Schoenichen,
Brutpflege der schwanzlosen Batrachier.

Fig. 1—5. *Dendrobates trivittatus.*

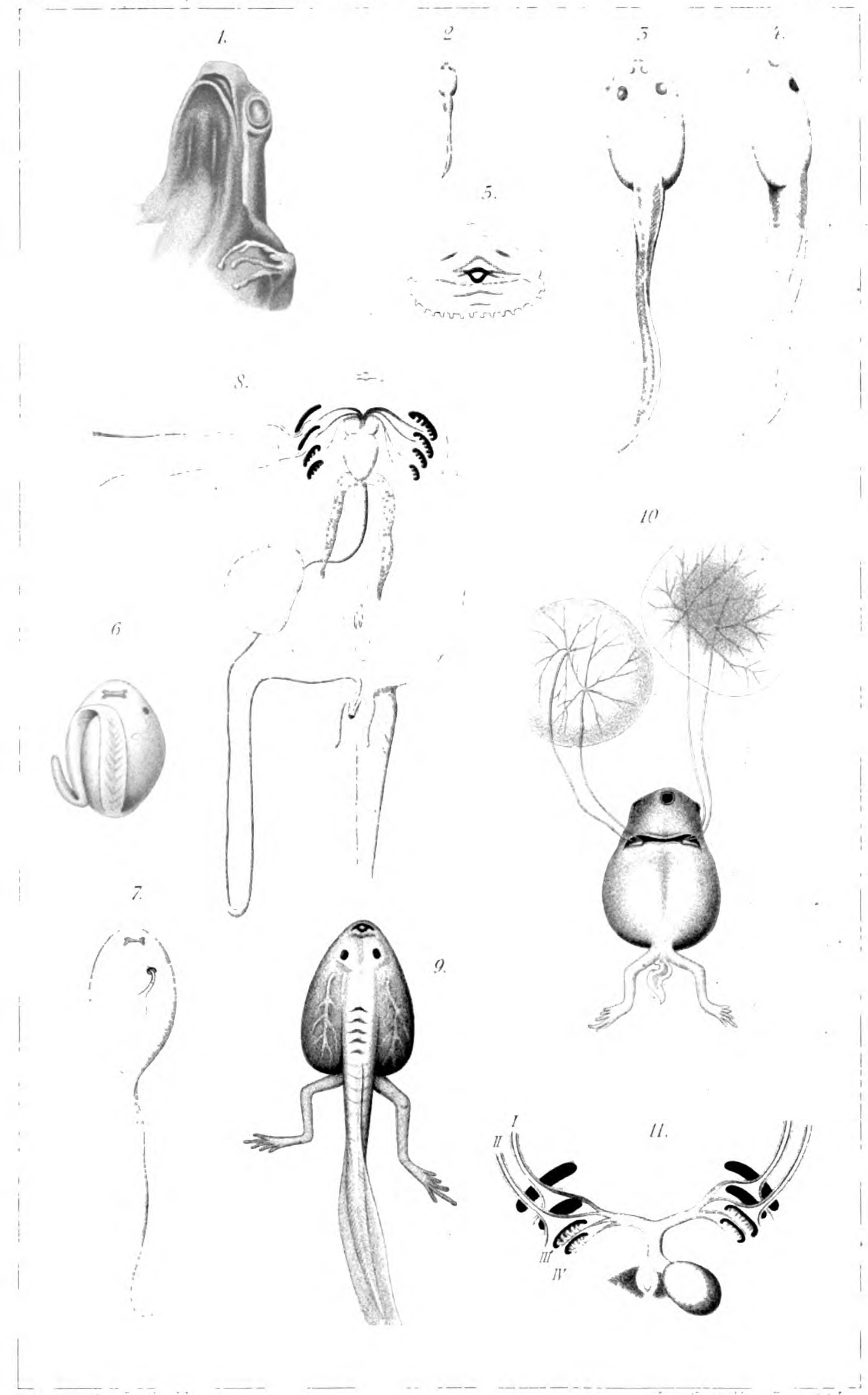
Fig. 1. Kopf des Männchens; von der Bauchseite gesehen. Nat. Grösse.
Fig. 2. Larve vom Rücken des Männchens (?). Nat. Grösse.
Fig. 3. Dasselbe Tier, vom Rücken gesehen in $3^1/_2$ maliger Vergrösserung.
Fig. 4. Dasselbe von der Seite.
Fig. 5. Mundöffnung der Larve in 8 maliger Vergrösserung.

Fig. 6—9. *Nototrema marsupiatum.*

Fig. 6. Embryo nach Entfernung der Eihülle. 6 ×
Fig. 7. Derselbe nach Streckung des zusammengefalteten Schwanzes. Aus dem linksseitigen Spirakulum ragen zwei fadenförmige Fortsätze des ersten und zweiten Kiemenbogens der rechten Seite hervor.
Fig. 8. Anatomie dieser Larve. Man sieht die Lungen, die minimal entwickelten Kiemen, die zu einem langen Faden umgestaltete erste und zweite Kieme der rechten Seite, die in eine dünne, mit der Eihülle entfernte Membran übergehen.
Fig. 9. Freilebende Quappe. Nat. Grösse. (Original im zoolog. Museum zu Leipzig.)

Fig. 10—11. *Nototrema oviferum.*

Fig. 10. Weit entwickelte Larve aus der Rückentasche. $2^1/_2$ × Hintere Extremitäten kräftig entwickelt, Schwanz rudimentär. Vorder-Extremitäten unter dem etwas gehobenen Kiemendeckel sichtbar. Aus der Kiemenhöhle kommen jederseits zwei zarte Stränge hervor, die in einer zarten, flach schüsselförmigen Scheibe endigen.
Fig. 11. Kiemenapparat der Larve. 8 × *I* und *II* die Stiele der Kiemenscheibe mit dem venösen und arteriellen Gefäss. *III* und *IV* der rudimentäre dritte und vierte Kiemenbogen.


1.
2
3
4.
5.
8.
10
6
7.
9.
11.
I
II
III
IV

Tafel IV.

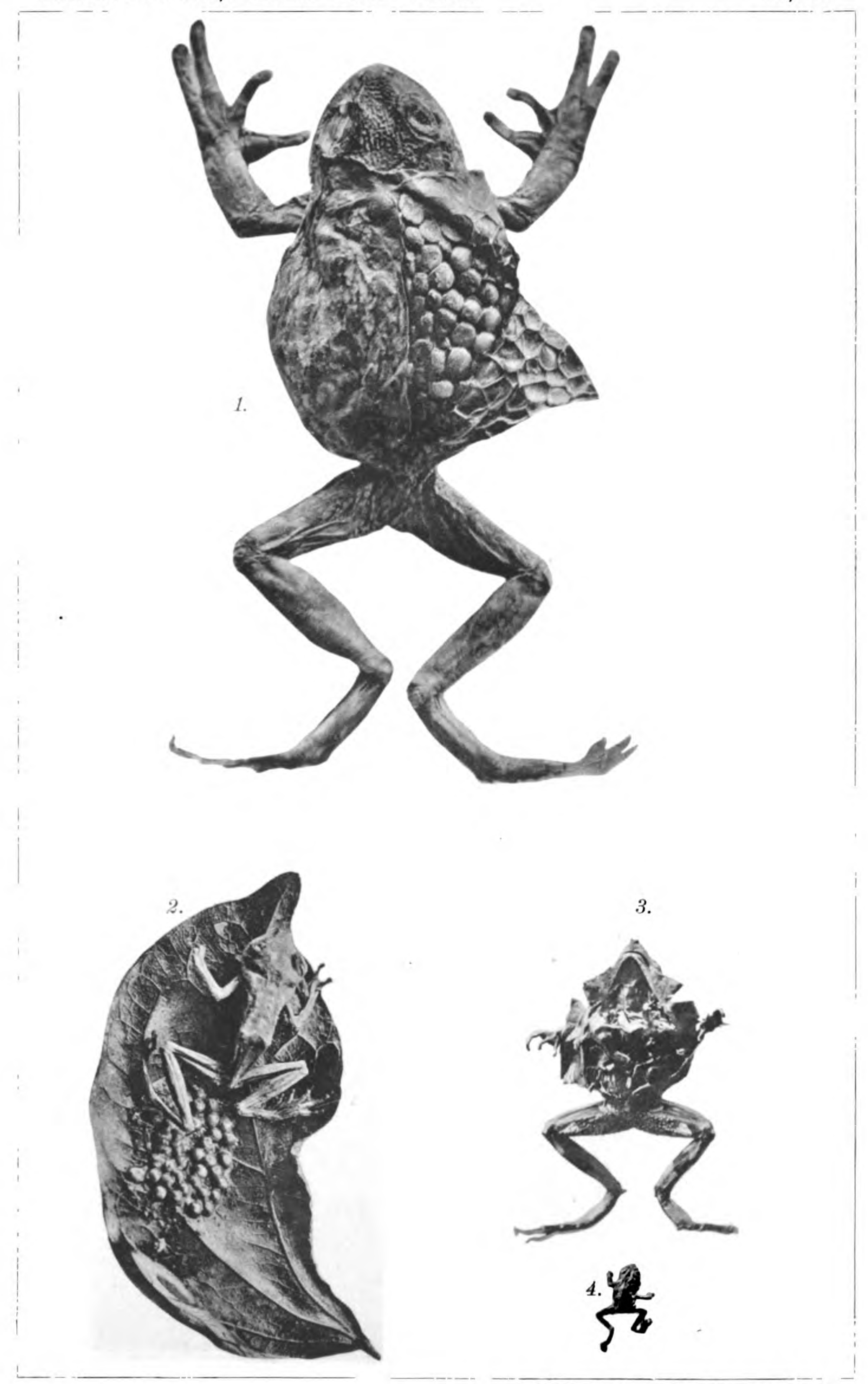
Brandes und Schoenichen,
Brutpflege der schwanzlosen Batrachier.

Fig. 1. *Nototrema marsupiatum* ♀ **mit geöffneter Rückentasche, um die zahlreichen Eier und die Waben der Haut darin zu zeigen.**

Fig. 2. *Rappia sp.*? **aus Kamerun (Bipindihof) auf einem Blatte, das einige 30 Eier dieser Art trägt.**

Fig. 3. *Rhinoderma darwini* ♂ **mit geöffnetem Kehlsack, um die weit entwickelte Brut darin zu zeigen.**

Fig. 4. **Junges Fröschchen aus diesem Kehlsacke.**



Lichtdruck von Gebr. Plettner, Halle a. S.

